FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 29. BAND

DER GANZEN REIHE 129. BAND

2. HEFT

MIT 37 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1935

Flora. N. F. Band 29	Heft 2	S. 113–234, Jena, 21. 1. 1935

Inhaltsverzeichnis.

Seite

HUBER, BRUNO, Aster linosyris, ein neuer Typus der Kompaßpflanzen (Gnomonpflanzen). Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 113—119

BÜNNING, ERWIN, Über die Wirkung der Außenbedingungen auf reifende Samen von Phaseolus multiflorus. Mit 7 Abbildungen im Text 120—139

GEIGER, HERMANN, Untersuchungen an Selaginella (Makroprothallien, Befruchtung und Apomixis). Mit 10 Abbildungen im Text . . 140—157

ZIMMERMANN, WALTER, Genetische Untersuchungen an Pulsatilla I—III. Mit 16 Abbildungen im Text . . . . . 158—234

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1935 wird ein Band ausgegeben, dessen Gesamtpreis RM 40.— nicht überschreiten wird.

*Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. **O. Renner**, Jena, Botanisches Institut.*

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

*In den Literaturlisten sollen Zeitschriftenartikel so zitiert werden wie: Journ. of Genetics **22**, 335—357 (1930).*

Das Honorar beträgt RM 30.— für den Druckbogen, bis zu einem Höchstumfang von 3 Bogen. Dissertationen sind in beschränktem Umfang zugelassen und werden nicht honoriert. Von jedem Beitrag werden 30 Sonderdrucke auf Bestellung unentgeltlich geliefert. Weitere Sonderdrucke werden zu den Selbstkosten berechnet. Die Kosten nachträglicher Korrekturen im Satz können dem Autor berechnet werden.

Neue Veröffentlichung *Verlag von Gustav Fischer in Jena*

Der Abbau

Eine entwicklungsgeschichtliche Studie zum Senilitäts- und Fortpflanzungsproblem

Von

Dr. Franz Ragaller

Mit 3 Abbildungen im Text

V, 85 S. gr. 8° 1934 Rmk 5.60

Inhalt. Einleitung. / Zur Definition des Abbaues. Stellungnahme zu *Morstatt*: 1. Abbau und Degeneration. 2. Abbau und Altern, Fortpflanzungsweise und Senilitätstheorie. a) Die asexuelle oder vegetative Fortpflanzung. b) Die sexuelle oder generative Fortpflanzung. c) Die Bedeutung der vegetativen und generativen Fortpflanzung im Leben der höheren Pflanzen. 3. Abbau und Anpassung. 4. Abbau und Krankheiten. / Schlußwort.

Beilage: Prospekt vom Verlag **Gustav Fischer** in **Jena**, über: **„Werke von Hans Molisch"**.

Nachlaß von Prof. N. Ma

Aster linosyris, ein neuer Typus der Kompaßpflanzen (Gnomonpflanzen).

Von

Bruno Huber, Tharandt.

Mit 4 Abbildungen im Text.

Die Entdeckung, über die ich nachstehend kurz berichte, ist einer theoretischen Überlegung entsprungen. Mit einer Darstellung der Kompaßpflanzen beschäftigt, fiel mir auf, daß die beschriebenen Kompaßpflanzen fast durchwegs verhältnismäßig breitblättrige Pflanzen sind. Vorausgesetzt, daß das nicht nur darauf beruht, daß die Erscheinung bei schmalblättrigen Pflanzen weniger auffällig und daher bisher übersehen worden ist, liegt die Annahme nahe, daß gerade solche großblättrige Pflanzen, die ja auf warm-trockenen Standorten eine Ausnahme bilden, in erhöhtem Maße des Strahlungsschutzes der Kompaßstellung bedürfen, während den vorherrschenden schmalblättrigen Pflanzen andere Hilfsmittel (z. B. die kühlende Wirkung bedeutend weniger gehemmter Konvektion; vgl. Huber 1932) zur Verfügung stehen. Genauere Überlegung ergibt aber, daß auch der Vorteil der üblichen Profil- und Kompaßstellung für schmalblättrige Pflanzen verhältnismäßig geringer wäre als für breitblättrige, weil eben der Unterschied zwischen Schmal- und Breitseite gering ist. Eine größere Wirkung würde für schmalblättrige Pflanzen erst herausschauen, wenn sie die Längsachse der Blätter in die Richtung der stärksten Strahlung stellten; erst dann würden sie ihr die kleinstmögliche Projektionsfläche darbieten, und würde die Strahlung größtenteils an den Blättern parallel vorbeistreichen.

Als ich mir das überlegt hatte, erwachte in mir die Erinnerung an die „Goldschopfaster“ (*Aster linosyris*), die ich auf sonnigen Standorten Südtirols und des Kaiserstuhls wiederholt mit einseitig durchgekämmten Blättern gesehen hatte, ohne bisher die Erscheinung näher zu beachten. Sollte hier die geforderte Strahlungsschutzstellung einer

schmalblättrigen Pflanze vorliegen, d. h. die Blätter südwärts etwa in die Richtung der Mittagssonne gestellt sein? Ich konnte diese Frage aus der Erinnerung nicht beantworten und bat daher Herrn Eberhard Schmidt-Freiburg i. B., im Kaiserstuhl Nachschau zu halten, ob dort von der fraglichen Stellung etwas zu bemerken sei. Ich erhielt schon nach wenigen Tagen die Antwort, daß auf dem Bitzenberg bei Achkarren, wo sich *Aster linosyris* sehr reichlich in exponiertester Lage findet, „das gewünschte Phänomen an jeder Aster, die über das dort ziemlich hohe Gras hinausragt, zu beobachten" sei. Belegexemplare und ein Lichtbild (Fig. 1) veranschaulichten das Gesagte.

Fig. 1. *Aster linosyris* vom Bitzenberg bei Achkarren im Kaiserstuhl. Nach einer Aufnahme von Eberhard Schmidt, 5. Okt. 1933.

Nun ließ es mir natürlich keine Ruhe, die Erscheinung selbst zu beobachten und näher zu verfolgen, und so fuhr ich Mitte Oktober ins klassisch berühmte Gebiet des Würzburger Wellenkalks, wo *Aster linosyris* außerordentlich häufig ist. Unter liebenswürdiger Führung von Herrn Dr. Volk lernte ich die wichtigsten Standorte von Gambach bis Karlstadt kennen, an denen ich nun unsere Pflanze mit Kompaß und Lot einer genauen Prüfung unterzog. Ich war zunächst enttäuscht: in den Lichtungen des Kiefernwaldes stehen die Blätter fast waagrecht nach allen Seiten, und es ist schon ein Zeichen stärkerer Besonnung, wenn die von Schanderl (1930, S. 797, Fig. 12c) abgebildete Aufrichtung der Blätter eintritt; wo sich dagegen auf dem Krainberg bei Gambach eine Scheitelung der Blätter zeigte, schien sie, wie mich Herr Dr. Volk richtig aufmerksam machte, eher durch den über die Kante fegenden Wind hervorgerufen, der auch die Kiefern so stark verformt (Kraus 1905), und stimmte mit der Richtung des Kompasses nicht überein. Dagegen fand ich dann auf der mager bewachsenen Kalkfläche, die sich südlich vom Maingestellgraben sanft gegen Süden neigt (vgl. die Karte bei Kraus 1911) und später auch an verschiedenen anderen Stellen die gesuchte Kompaßstellung eindeutig ausgeprägt. Ich verweise auf die Fig. 2 und 3, die eine solche Pflanze von Osten und von Süden, im letzteren Falle schräg von oben aufgenommen zeigen. Bei der Schilderung halte ich mich

an ein später gefundenes noch schöneres Exemplar, über das ich ein ausführliches Protokoll aufgenommen habe, dessen photographische Aufnahme jedoch durch ein Mißgeschick verdarb:

Der Stengel unseres Exemplars ist wie fast stets auf freien einigermaßen windgeschützten Standorten besonders im oberen Teil leicht nach Süden geneigt (dasselbe zeigen auch die Kaiserstuhlpflanzen; vgl. Fig. 1). Die Blätter stehen ausnahmslos hochkant; kleine Ab-

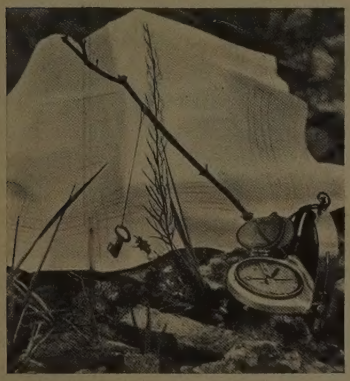


Fig. 2. *Aster linosyris* auf der Fläche südlich des Maingestellgrabens im Würzburger Wellenkalkgebiet, 14. Okt. 1933. Aufnahme von Osten (beachte Kompaß und Lot!)

Fig. 3. Dieselbe Pflanze von Süden schräg von oben aufgenommen.

weichungen von der Vertikalen, manchmal nur einen Teil des Blattes betreffend, kommen als Folge etwas zu starker oder schwacher Torsion vor. Während aber das unterste, noch halb im lockeren Magerrasen steckende Blatt als einziges seiner natürlichen Stellung entsprechend nach Norden zeigt, sind alle anderen, soweit sie nicht von vornherein südseitig entspringen, aus ihrer Insertionsebene südwärts abgelenkt (nur zwei abgestorbene Blätter markieren auffällig die Ausgangsstellung); bei den unteren Blättern ist diese Ablenkung noch verhältnismäßig schwach, sie nehmen, senkrecht von oben gesehen etwa den Quadranten von Südost bis Südwest ein. Sobald aber die Pflanze der umliegenden Vegetation völlig entwachsen ist, nimmt die Ablenkung rasch zu, so daß die Verbindungslinie von der Blattbasis zur Spitze bei allen Blättern fast genau nach Süden zeigt (bei dem in Fig. 3 wiedergegebenen Exemplar ist das Zusammenneigen etwas schwächer). Das einzelne Blatt ist dabei allerdings in sich gekrümmt: ein west-

seitig entspringendes weicht also in der unteren Hälfte etwas westlich, in der oberen ungefähr ebensoviel östlich aus der Nord-Südebene ab; bei einem ostseitigen ist es umgekehrt. Durch diese „Zangenbildung" (Fig. 3) tritt die Ebene, nach der die Blätter zusammenneigen, besonders deutlich hervor und kann mit dem Augenmaß auf wenige Grade genau bestimmt werden. Wiederholt stellte ich auf diese Weise auf neuen Standorten zunächst die Scheitelungsebene fest und zog erst dann den Kompaß. Die Übereinstimmung mit der Nord-Südebene war meist ganz verblüffend genau; eine leichte Verschiebung gegen Südwesten (bis zu 10°; Deklination berücksichtigt!) schien mir allerdings vorzukommen[1]).

Betrachten wir unsere Pflanze von Osten (vgl. auch Fig. 2), so stellen wir nicht nur eine gleichmäßige Orientierung der Blätter nach Süden, sondern eine beinahe ebenso gleichmäßige nach der Höhe zu fest: nicht nur die südseitigen, sondern infolge tropistischen Überkippens sogar die nordseitigen Blätter sind nach Süden schräg aufwärts gerichtet und weisen annähernd nach der Höhe der Mittagssonne. Das Gebiet liegt genau unter dem 50. Breitengrad, die Mittagssonne steht daher am 21. März und 23. September 40°, am 21. Juni 63 $^1/_2$° über dem Horizont. Für die Einstellung der Asterblätter kommt wohl vor allem die Zeit sinkender Sonnenhöhe in Betracht und tatsächlich liegen die Höhenwinkel aller Blätter zwischen 40 und 63 $^1/_2$°, wobei allerdings entgegen der Erwartung die oberen etwas steiler stehen wie die unteren; auch die nordseitigen stehen infolge ungenügender Krümmung meist etwas steiler als die südseitigen, deren Neigungswinkel in unserem Fall bei den unteren Blättern sehr genau 40° beträgt. Weitere Beobachtungen müssen zeigen, ob sich dieser Höhenwinkel mit der Jahreszeit ändert.

Die anatomische Untersuchung an Pflanzen, die ich an der Bergstraße gesammelt hatte, ergab folgendes (Fig. 4): die Oberseite ist über der Mittelrippe ein wenig eingesenkt; die Epidermisaußenwände sind dick und kräftig kutinisiert, kurze etwa 3-zellige Borstenhaare treten besonders an der Mittelrippe beiderseits reichlicher auf; die Spaltöffnungen, um die Breite der Außenwand unter die übrige Epidermis versenkt und von ihr durch ein deutliches Hautgelenk getrennt, finden sich mit ungefähr gleicher Häufigkeit rings um das ganze Blatt, auch an den Seitenkanten; das Palisadengewebe ist beiderseits, aber mit deutlicher Förderung der Oberseite entwickelt, dort drei-, unterseits zum Teil nur einschichtig; auf dem Querschnitt er-

1) Auf den leider größtenteils stark buschigen Standorten an der Bergstraße (bei Zwingenberg), die ich inzwischen kennen lernte, sind einseitswendige Blätter stets stark westwärts gerichtet, was nicht wunder nimmt, da die Standorte wenig Vormittagssonne bekommen.

scheint es ziemlich dicht, erst der Längsschnitt zeigt ähnlich wie bei der Kiefernnadel die reichen Interzellularen; die drei gelegentlich durch Anastomosen vorbundenen Nerven sind unterseits von den für viele Kompositen bezeichnenden Sekretgängen (Solereder S. 519 f.) begleitet. Das harzartige Sekret ist alkohollöslich. Alles in allem sind, von den Leitbündeln abgesehen, die Unterschiede zwischen Ober- und Unterseite vor allem wegen des völligen Fehlens von Schwammgewebe so gering, daß wir von einem isolateralen Blattbau im Sinne Heinrichers (Goebel sagt neuerdings sprachlich richtiger äquifazial; vgl. Organographie, 3. Aufl. 1928, Teil I, S. 363) sprechen müssen. Heinricher selbst, der ja in Würzburg zum Studium dieses Blattbaues angeregt wurde, hat in seiner Arbeit 1884, Taf. XXVII, Fig. 3, auch den Blattbau von *Linosyris* abgebildet und als isolateral bezeichnet. Wahrscheinlich ist die Gleichförmigkeit auf dem Wellenkalk ausgeprägter als an der der Bergstraße.

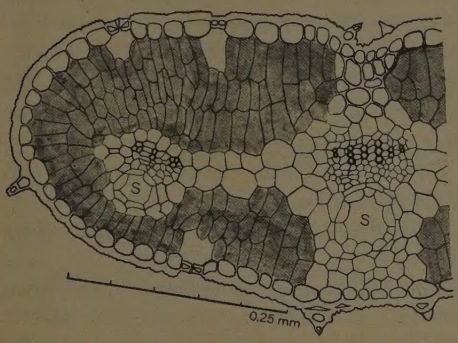


Fig. 4. *Aster linosyris*, Blattquerschnitt. Nach Exemplaren von der Bergstraße bei Zwingenberg. *s* Sekretgänge.

Nach dem Beschriebenen stellt *Aster linosyris* einen neuen Typus der Kompaßpflanzen dar, der sich von den bisher bekannten dadurch unterscheidet, daß alle Blätter nach Süden und zugleich in die Richtung der mittäglichen Sonnenhöhe zeigen. Wollen wir das Verhalten dieses Typus durch einen kurzen Namen zum Ausdruck bringen, so möchte ich dafür, einem Rat meines geodätischen Kollegen Herrn Prof. Hohenner-Darmstadt folgend, die Bezeichnung Gnomonpflanzen vorschlagen. Das griechische Wort *γνώμων* bedeutet Zeiger, im besonderen den Zeiger an der Sonnenuhr und ist in diesem engeren Sinne in den internationalen Sprachgebrauch übergegangen. Der Name scheint mir daher durchaus passend, um anzudeuten, daß auch unsere Pflanzen „Sonnenzeiger" sind, wenn sie auch nicht gerade die Stellung des Zeigers an der Sonnenuhr aufweisen.

Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob die beschriebene Erscheinung verbreiteter ist. Zunächst wird man darauf achten, ob nicht etwa bereits bei den bekannten Kompaßpflanzen neben Kompaßorientierung in der Horizontalen Orientierung nach der Sonnenhöhe in der Vertikalen vorkommt. Verdächtig ist in dieser Hinsicht *Iris germanica* nach den Abbildungen von Schanderl 1930, S. 803 f, Fig. 16a—c, während sich bei den Blättern von *Lactuca scariola* wohl nur zufällig unter verschie-

denen anderen Stellungen auch einmal eine nach der Sonnenhöhe findet; Pflanzen, deren Blätter in der Kompaßstellung nach Süden und Norden schauen, scheiden für uns ja von vornherein aus. Die von Schanderl 1932, S. 732 für *Lactuca scariola* beschriebene und abgebildete „Fliehstellung" erinnert äußerlich an unsere Erscheinung, wird aber von ihm zweifellos mit Recht auf die Rückstrahlung des in diesem Falle künstlich geschwärzten Untergrundes zurückgeführt. Ferner wird man bei schmalblättrigen Pflanzen sorgfältig auf „Scheitelungen" achten. Bei *Linum tenuifolium* und *Linaria vulgaris* habe ich solche bisher nicht beobachtet. Bei *Euphorbia cyparissias* scheint sie in anderem Zusammenhang vorzukommen: wenn Sprosse, zumal auf geneigten Hängen, stark schräg stehen, weichen die Blätter von der Unterseite nach oben, also wohl geotropisch, aus.

Eine Stelle aus den „Studien über die Lichtlage der Blätter" (1911) erweckt zunächst den Anschein, als ob bereits Wiesner die hier beschriebene Erscheinung gekannt hätte (S. 133): „Bei vielen Pflanzen, besonders bei Holzgewächsen, spricht sich der panphotometrische Charakter des Blattes darin aus, daß es aufgerichtet erscheint. . . . Die Lage dieses aufstrebenden Blattes ist, soviel ich gesehen habe, in der gemäßigten Zone niemals die genau vertikale. Diese Lage wäre für sie auch gar nicht von Vorteil, da die Sonne in diesen Vegetationsgebieten niemals den Zenith erreicht. Es zeigt sich vielmehr eine gewisse Annäherung an jene Richtung, welche den höchsten Sonnenständen der betreffenden Gebiete, und zwar zu jenen Zeiten entspricht (Sperrung von mir), in welchen die Blätter ihr Wachstum abgeschlossen haben. . . ." Die nähere Beschreibung, die Wiesner S. 138 über die Lichtlage der Blättchen einer Klimmrose und S. 146 f. über die Tagesschlafstellung der Robinie gibt, zeigt dann allerdings, daß Wiesner bei den zitierten Sätzen an die Hebung querorientierter, zunächst also ± waagerechter Blätter bis zum Neigungswinkel der Sonnenhöhe und nicht an die senkrecht gestellter Blätter gedacht hat. Immerhin ist es sehr bemerkenswert, daß bereits Wiesner die Orientierung nach der Sonnenhöhe als Ideal des Lichtschutzes vorschwebte.

Auch die von Wiesner schon 1882 beschriebenen Einstellbewegungen am Waldrand wachsender *Campanula*-Arten (*C. trachelium*, *rapunculoides* uud *persicifolia*) haben mit der von *Linosyris* gemeinsame Züge: unter dem einseitigen Lichteinfall rücken die Blätter aus ihrer gleichmäßigen Spiralstellung einseitig heraus, so daß sie schließlich alle lichtseitig unter einem Öffnungswinkel von 90° und noch weniger zu liegen kommen und die Rückseite blattlos erscheint. Zum Unterschied von Aster heben sich aber dann die Blätter nicht nach der Sonnenhöhe, sondern senken sich, bis sie das stärkste Vorderlicht senkrecht trifft.

Ein völlig dunkles Gebiet ist vorläufig das Zustandekommen der beschriebenen Stellung. Rein beschreibend können wir von positivem Phototropismus sprechen, wobei das orthotrope Verhalten gut zum isolateralen Bau des Organs paßt. Aber es ist doch ganz etwas anderes, ob sich eine Pflanze im Laboratorium auf eine einzige ruhende Licht-

quelle einstellt oder ob sie in einem starken Licht- und Strahlungsklima trotz wechselnden Sonnenstandes mit solcher Genauigkeit die Richtung des mittleren Strahlungsmaximums anzeigt. Wenn sich auch in der Reizphysiologie in letzter Zeit eine erfreuliche Bereicherung in der Auswahl der Versuchspflanzen bemerkbar macht (vgl. z. B. Dolk, Rawitscher, Zimmermann), so bleibt doch für eine den ökologischen Mannigfaltigkeiten Rechnung tragende Reizphysiologie noch unendlich viel zu tun!

Zusammenfassung.

Auf freien, sonnigen und einigermaßen windgeschützten Standorten kann *Aster linosyris* Kompaßstellung zeigen, wobei alle Blätter nach Süden zusammenneigen und zugleich ungefähr in die Richtung der mittäglichen Sonnenhöhe gestellt werden. Für diese neue Art der Orientierung wird die Bezeichnung „Gnomonpflanzen" (= Sonnenzeigerpflanzen) vorgeschlagen.

Literatur.

Dolk, H. E., The movements of the leaves of the Compass-plant Lactuca scariola. Amer. Journ. of Bot, **18**, 195 (1931).

Heinricher, E., Über isolateralen Blattbau. Jahrb. f. wiss. Bot. **15**, 502, 1884.

Huber, B., Einige Grundfragen des Wärmehaushaltes der Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. **50**, (25), 1932.

Kraus, G., Anemometrisches vom Krainberg bei Gambach. Verh. physik.-med. Ges. Würzburg N. F. **37**, 163, 1905.

— — Klima und Boden auf kleinstem Raum. Versuch einer exakten Behandlung des Standortes auf dem Wellenkalk. Jena 1911.

Rawitscher, F., Bewegungsstudien an Asparagus plumosus. Zeitschr. f. Bot. **23**, 537, 1930.

Schanderl, H.. Ökologische und physiologische Untersuchungen an der Wellen- und Muschelkalkflora des Maintales zwischen Würzburg und Gambach. Planta **10**, 756, 1930.

— — Ökologische Untersuchungen an sogenannten Kompaßpflanzen. Ebenda **16**, 709, 1932.

Solereder, H., Systematische Anatomie der Dikotylen. Stuttgart 1899.

Wiesner, J., Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreich II. Denkschr. Wiener Akad. **43**, 1, 1882.

— — Weitere Studien über die Lichtlage der Blätter und über den Lichtgenuß der Pflanzen. Sitzgber. Wiener Akad. **120/I** 119, 1911.

Zimmermann, W., Beiträge zur Kenntnis der Georeaktionen IV. Jahrb. f. wiss. Bot. **77**, 393, 1932.

Über die Wirkung der Außenbedingungen auf reifende Samen von Phaseolus multiflorus.

Von **Erwin Bünning** (Jena).

Mit 7 Abbildungen im Text.

1. Einleitung.

In neuerer Zeit ist mehrfach festgestellt worden, daß die Außenbedingungen, unter denen die Samenbildung stattfindet, einen starken Einfluß auf die morphologische und auch auf die chemische Beschaffenheit des Saatguts haben können. So fand Scheibe (1932) beim Hafer deutliche Unterschiede zwischen den „Trockenherkünften" und den „Feuchtherkünften", d. h. zwischen dem unter relativ trockenen und dem unter relativ feuchten Witterungsverhältnissen ausgereiften Saatgut. Die Trockenherkünfte zeigten ein geringeres Durchschnittsgewicht der Karyopsen, größere Längen- aber geringere Breitenausmaße der bespelzten Körner; ferner Zunahme der prozentualen Proteïn- und Rohrzuckerwerte, dagegen Abnahme der Stärke- und zumeist auch der Fett- und der Traubenzuckerwerte.

Als maßgebliche Ursachen für diese Unterschiede bezeichnet Scheibe die Niederschlags- und Temperaturverhältnisse während der Reifeperiode der Mutterpflanzen. Hohe Niederschläge mit relativ niedrigen Temperaturen ergaben „Feuchtherkünfte", während „Trockenherkünfte" bei geringen Niederschlägen und hoher Temperatur entstanden. Daneben scheint aber auch noch die Verdunstungskraft der Atmosphäre wichtig zu sein.

Scheibe fand dann weiter, daß die durch verschiedene Provenienz bedingte unterschiedliche Beschaffenheit des Saatguts, speziell dessen chemische Zusammensetzung, einen starken Einfluß auf den Verlauf der Keimung hat. So ergibt sich z. B. aus dem höheren Rohrzuckergehalt der Trockenherkünfte eine im Vergleich zu den Feuchtherkünften schnellere osmotische Wasseraufnahme während der Keimung (der Rohrzucker ist ausschließlich in den Embryonen abgelagert). Da bei den

Trockenherkünften auch der Eiweißgehalt höher ist, verläuft bei ihnen nicht nur der Samenquellungsprozeß, sondern auch das anschließende Wachstum des Keimlings schneller als bei den Feuchtherkünften. Auch der Bestockungsprozeß setzt (jedenfalls bei zeitigen Frühjahrsaussaaten) bei den Trockenherkünften früher ein als bei den Feuchtherkünften. Die verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeit kann endlich sogar noch einen Einfluß auf die Ernteerträge haben.

Ferner sei auf die Untersuchungen von Iwanoff und Lishkevicz (1929) über den Einfluß der ökologischen Bedingungen auf den Enzymgehalt von Weizen- und Gerstenkörnern verwiesen. In jüngster Zeit konnte Iwanoff (1932) auch feststellen, daß der Alkaloid- und Stickstoffgehalt bei Lupinensamen von Nord nach Süd merklich zunimmt.

Die hier erwähnten Untersuchungen mußten den Gedanken nahelegen, daß sich die Beobachtungen an Bohnen, über die ich schon in einer vorläufigen Mitteilung (1932) kurz berichtet habe, aus einem Einfluß der Außenbedingungen auf die reifenden Samen erklären. Ich fand nämlich an *Phaseolus multiflorus*, daß bei einer Keimung und Aufzucht im Dunkeln die Erscheinungen des Etiolements um so stärker auftreten, je früher im Sommer die Samen gereift sind. Die Unterschiede zeigen sich namentlich in der Länge der Epikotyle und in der Größe der Primärblätter. Eine endgültige Erkläruug konnte ich in der vorläufigen Mitteilung noch nicht geben, und ich begnügte mich mit der Andeutung einiger Möglichkeiten. Am nächstliegenden schien mir die Annahme, daß die Pflanzen gegen Lichtmangel um so empfindlicher sind, je mehr Licht sie bei der Samenreife erhalten haben. Ferner erwähnte ich, daß es sich auch um andere Außeneinflüsse handeln könnte. Endlich wurde erwogen, ob sich die Erscheinung daraus erklärt, daß die spät geernteten Samen zum Teil von Spätblüten der gleichen Pflanzen stammten, die auch die früh geernteten Samen lieferten. Dieser Erklärungsversuch wurde durch die Arbeiten von Sperlich (1919, 1923) über die „phyletische Potenz" nahegelegt. Sperlich fand bei *Alectorolophus*, daß die Fähigkeit der Samen, die Art in ihrer Vollkraft zu erhalten, sehr verschieden ist, und zwar ist die Schwächung, die bei den Keimpflanzen oder ihren Nachkommen erkennbar wird, abhängig von der Rangordnung der Kapsel, aus der die Samen stammen. „Je später ein Individuum entstanden ist, um so schwächer ist seine Deszendenz, um so früher müssen die ihm entstammenden Linien zugrunde gehen".

Nachdem ich jetzt über die Versuchsergebnisse von drei Jahren verfüge, läßt sich ein etwas genauerer Einblick in die Entstehung der

beobachteten Unterschiede zwischen *Phaseolus*-Keimpflanzen aus Samen früher und aus Samen später Ernten gewinnen. Da zum mindesten bei dem benutzten Versuchsobjekt im Augenblick keine mir zugängliche technische Möglichkeit zur weiteren physiologischen Analyse besteht, möchte ich die Versuche vorläufig abschließen.

Die für die Gewinnung des Saatguts erforderlichen Pflanzen wurden im Freiland des Botanischen Gartens in Jena in der für Stangenbohnen üblichen Weise aufgezogen. Die Samen wurden geerntet, wenn sie völlig oder fast völlig ausgereift waren. Sie blieben nach der Ernte noch 4 bis 5 Tage in trockener Zimmerluft offen liegen, um dann in verkorkten Flaschen aufbewahrt zu werden.

2. Die Epikotylentwicklung im Dunkeln und bei natürlichem Lichtwechsel.

Durch die ersten Versuchsreihen sollte ermittelt werden, ob sich die Beobachtungen des Versuchsjahres 1931 nur aus zufälligen Bedingungen dieses einen Jahres erklären, oder ob in jedem Jahre die gleichen Erscheinungen auftreten. — Die Samen wurden immer 24 Stunden in Wasser gequollen, dann einzeln in Töpfe übertragen und bei 20° im Dunkeln aufgezogen.

In der Tat zeigte sich bei den Pflanzen aus Saatgut der Jahre 1932 und 1933 im wesentlichen dasselbe wie bei den Pflanzen der ersten Versuchsreihen. Jedenfalls bestand insoweit eine Übereinstimmung, als eine deutliche Beziehung zwischen dem Zeitpunkt der Samenernte (d. h. zwischen der Zeit der Samenreifung) und der Endhöhe der Epikotyle etiolierter Pflanzen, die aus den Samen der betreffenden Ernten gewonnen wurden, zutage trat. Im einzelnen ergaben sich allerdings bemerkenswerte Unterschiede zwischen den Ergebnissen der drei Versuchsjahre, und zwar nicht nur in quantitativer Hinsicht, sondern namentlich auch darin, daß die maximale Epikotylhöhe in den späteren Versuchsjahren nicht bei den Pflanzen aus Samen der frühesten Ernten erreicht wurde, sondern erst bei Pflanzen aus etwas später gereiften Samen. Wir werden auf diese Unterschiede später zurückkommen.

In Tabelle 1 bringe ich zur Vergleichung die Endlängen der Epikotyle etiolierter Pflanzen aus Samen der Ernten 1931 und 1932. Die in dieser Tabelle enthaltenen Angaben für die minimale und maximale Höhe wurden auf Grund der Beobachtung von je 10 Versuchspflanzen für jedes Erntedatum gewonnen.

Tabelle 1.

Endlänge der Epikotyle etiolierter Pflanzen (Maxima und Minima). Aufzucht bei 20°.

Versuchsjahr	Zeit der Samenernte	Länge der Epikotyle in cm
1931	24. August	38—50
	7. September	30—40
	16. Oktober	20—30
	24. Oktober	15—25
1932	25. August	29—40
	5. September	32—42
	13. September	37—51
	23. September	35—46
	4. Oktober	25—36
	16. Oktober	23—30
	27. Oktober	20—30

Um zu zeigen, daß Längenunterschiede nicht nur zwischen den ausgewachsenen Epikotylen bestehen, sondern auch schon während des Wachstums der Epikotyle auftreten, sei noch an zwei Beispielen die Abhängigkeit der Epikotylhöhe von der seit dem Einquellen der Samen verflossenen Zeit veranschaulicht (Fig. 1).

Durch weitere Versuchsreihen konnte ermittelt werden, daß die gleiche Beziehung zwischen dem Zeitpunkt der Samenernte und der Epikotyllänge auch dann deutlich wird, wenn die Pflanzen nicht im Dunkeln, sondern im Gewächshaus unter normalen (bzw. normaleren) Bedingungen, namentlich also beim Tagesrhythmus von Licht und Dunkel auswachsen (Fig. 2). Tabelle 2 bringt hierzu einige Zahlenangaben.

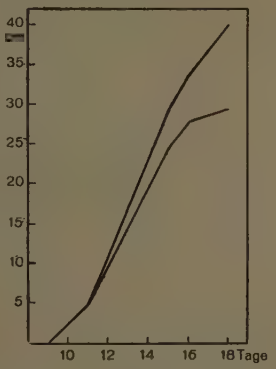


Fig. 1. Längenwachstum etiolierter Bohnen. Abszisse: Zeit nach der Samenquellung. Ordinate: Höhe der Epikotyle. Jede Kurve gibt die Mittelwerte von 10 Pflanzen wieder. Die Pflanzen stammen aus Samen der Ernte vom 9. September (obere Kurve) bzw. vom 4. Oktober (untere Kurve) des vorhergehenden Jahres.

Mit diesem Ergebnis verliert der in der vorläufigen Mitteilung angedeutete Erklärungsversuch, die Beziehung zwischen Ernte- (bzw. Reifungs-) Zeit und Epikotyllänge könnte sich dadurch ergeben, daß die Empfindlichkeit gegen Lichtentzug umso größer ist, je größer der Lichtgenuß während der Reifung war, seine Berechtigung. Um aber ganz sicher zu gehen, habe ich auch noch Versuche unter völlig normalen Lichtbedingungen ausgeführt:

Tabelle 2.

Endlängen der Epikotyle von Pflanzen, die im Gewächshaus aufgewachsen sind. Samen der Ernte 1931. Temperatur im Gewächshaus zwischen 15° und 22°.

Zeit der Samenernte	Länge der Epikotyle in cm (Mittelwert und dessen mittlerer Fehler)
7. September	22 ± 3
24. Oktober	14 ± 2

Die Samen wurden im Freiland zur Keimung gebracht. Zur Ermöglichung genauer Epikotylmessungen an diesen Freilandpflanzen wurden die Samen bei der Aussaat nur mit einer dünnen Erdschicht bedeckt. Die Gefahr des Wassermangels konnte durch tägliches Gießen in den

Fig. 2. Im Gewächshaus aufgezogene Bohnen. Aus Samen, die Mitte Oktober (links) bzw. Mitte September (rechts) gereift sind.

ersten Tagen nach der Aussaat behoben werden. Auch unter diesen Versuchsbedingungen traten die Unterschiede zwischen Pflanzen aus Samen früher und denen aus Samen später Ernte deutlich zutage. Die absolute Höhe der Epikotyle blieb begreiflicherweise, dem höheren Lichtgenuß (und auch der niedrigeren Temperatur) entsprechend, hinter den im Gewächshaus erreichten Höhen zurück. Ein Beispiel ist in Tabelle 3 wiedergegeben.

Ergänzt sei noch, daß dem geringeren Längenwachstum von Pflanzen aus Samen später Ernten nicht etwa ein stärkeres Dickenwachstum entspricht; die Gewichte der Epikotyle zeigen ganz ähnliche Schwankungen wie deren Längen. Beispielweise fand ich für das durch-

Tabelle 3.

Epikotyllängen von im Freiland aufgewachsenen Pflanzen. Samen der Ernte 1931. Aussaat der 24 Stunden in Wasser gequollenen Samen am 12. Mai 1932. Messung der Epikotylhöhe am 28. Mai.

Zeit der Samenernte	Epikotylhöhe in cm (der mittlere Fehler jedes dieser Mittelwerte beträgt etwa 0,4)
31. August	7,3
16. September	6,0
24. Oktober	4,6

schnittliche Gewicht der ausgewachsenen Epikotyle von Bohnen, die im Gewächshaus gekeimt und aufgewachsen waren, 1,35 g, wenn die Pflanzen aus Samen der Ernte vom 24. Oktober 1931 stammten, dagegen 1,80 g, wenn die Pflanzen aus Samen der Ernte vom 7. September des gleichen Jahres stammten.

3. Die Unterschiede zwischen den Embryonen der ungekeimten Samen früher und später Ernte.

Nachdem die eben mitgeteilten Resultate gewonnen waren, sollte geprüft werden, ob der Einfluß der für die beobachteten Unterschiede in den Epikotyllängen verantwortlichen inneren oder äußeren Faktoren erst während der Keimung zutage tritt, oder aber auch schon in der Formbildung der Embryonen in den reifenden Samen zum Ausdruck kommt. Die zweite dieser beiden Möglichkeiten erwies sich als zutreffend.

Fig. 3 zeigt die mit Hilfe eines Zeichenapparates abgebildeten Längsschnitte durch die Embryonen aus je einem Samen früher und einem später Ernte. Die Längsschnitte sind parallel zu der Ebene geführt, in der sich die Kotyledonen im Samen berühren. Im Embryo aus dem Samen früher Ernte ist das Epikotyl zumeist gerade oder fast gerade, während es in Samen später Ernte in der Regel gekrümmt ist. Vor allem aber ist das Epikotyl in den Samen später Ernte erheblich kürzer als in den Samen früher Ernte. Die Epikotyllänge läßt sich an Längsschnitten vor allem dann recht gut bestimmen, wenn die Schnitte nicht genau median geführt sind, und sie infolgedessen nicht nur die Ansatzstellen der zu den Primärblättern, sondern auch die der zu den Kotyledonen führenden Gefäßbündelanlagen gut erkennen lassen. Unter den Epikotyllängen wird im Folgenden, wie auch aus den in Fig. 3 eingezeichneten Hilfslinien deutlich wird, der Abstand dieser beiden Blattspurpaare verstanden.

Aus Tabelle 4 läßt sich entnehmen, daß die Unterschiede in den Epikotyllängen aus Samen früher und später Ernte recht groß werden

können. Ausführliche Angaben folgen in einem späteren Abschnitt. Die Tabelle zeigt gleichzeitig, daß die Dicke der Epikotyle keine Beziehung zum Zeitpunkt der Samenreife erkennen läßt. Dagegen kann man, ähnlich wie für die Form der Epikotyle, auch für die Form der

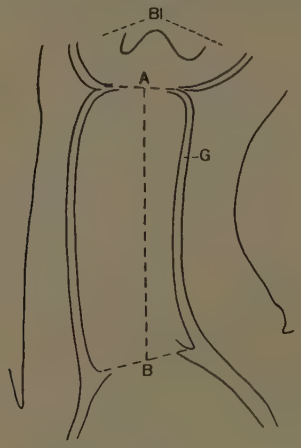


Fig. 3a.

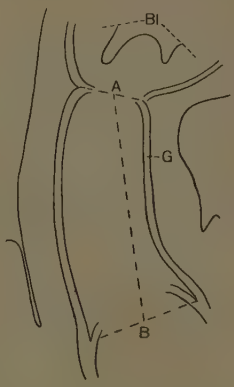


Fig. 3b.

Fig. 3. Längsschnitt durch den mittleren Teil zweier Embryonen aus ungekeimten Samen. Erntezeit Mitte September (a) bzw. Mitte Oktober (b). *Bl*, Blattstiele, *G*, Gefäßbündelanlagen. Als Epikotyllänge wurde die Strecke $A-B$ betrachtet, als Länge der Primärblätter die gerade Verbindung von *A* zu den Blattspitzen, als Länge der Radicula die gerade Verbindung von *B* bis zur Wurzelspitze.

Kotyledonen diese Beziehung zur Erntezeit nachweisen: Die Kotyledonen der Samen später Ernte sind im Durchschnitt kürzer, dafür aber etwas breiter und auch etwas dicker als die Kotyledonen aus Samen früher Ernte.

Tabelle 4.

Unterschiede in den Embryonen aus Samen früher und aus Samen später Ernte. Alle Größenangaben bedeuten Mittelwerte und deren mittlere Fehler.

Zeit der Samenernte	Länge der Epikotyle in mm	Dicke der Epikotyle in mm	Länge der Kotyledonen in mm
13. September 1932 ..	$1{,}80 \pm 0{,}06$	$0{,}86 \pm 0{,}05$	$20{,}1 \pm 0{,}3$
16. Oktober 1932	$1{,}18 \pm 0{,}04$	$0{,}90 \pm 0{,}05$	$18{,}5 \pm 0{,}3$

Da die Unterschiede in der Form der Kotyledonen nur gering sind und das Samenmaterial zu einer brauchbaren Mittelwertbildung zumeist nicht ausreichte, habe ich diese Unterschiede nicht genauer untersucht, sondern mich auf die Epikotyllängen beschränkt.

Auch die Samengewichte schwanken etwas, jedoch laufen diese Schwankungen nicht mit denen der Epikotyllängen parallel. Offenbar sind die Faktoren, die das Samengewicht bestimmen, viel zahlreicher als die Faktoren, die die Epikotyllängen bestimmen (vgl. Tabelle 5).

Tabelle 5.

Samengewichte (durchschnittliches Samengewicht in Gramm).

Ernte 1931		Ernte 1932		Ernte 1933	
Erntezeit	Samengewicht	Erntezeit	Samengewicht	Erntezeit	Samengewicht
24. August	1,25	25. August	1,32	4. September	1,25
7. September	1,37	3. September	1,27	15. September	1,37
16. Oktober	1,13	13. September	1,24	22. September	1,40
24. Oktober	1,16	23. September	1,37	2. Oktober	1,59
		4. Oktober	1,36	11. Oktober	1,58
		16. Oktober	1,23	21. Oktober	1,50
		27. Oktober	1,23		

Bereits in der vorläufigen Mitteilung wurde darauf hingewiesen, daß sich bei den Keimpflanzen aus Samen verschiedener Erntezeit nicht nur Unterschiede in den Epikotyllängen, sondern auch Unterschiede in der Größe der Primärblätter zeigen. Daher lag es nahe, auch diese Unterschiede schon im ungekeimten Samen zu erwarten. Die Ergebnisse einiger als Beispiel herausgegriffener Messungen zeigt Tabelle 6, in der zugleich auch noch die Länge der Radicula angegeben ist (vgl. zur Erläuterung Fig. 3).

Tabelle 6.

Größe der Primärblätter und der Radicula. Ernte 1931.

Erntezeit	Länge der Primärblätter in mm	Länge der Radicula in mm
25. August	$2{,}85 \pm 0{,}18$	$3{,}33 \pm 0{,}17$
16. Oktober	$2{,}76 \pm 0{,}14$	$3{,}39 \pm 0{,}05$

Wir sehen also, daß weder die Länge der Primärblätter, noch die Länge der Radicula in den ungekeimten Samen eine Beziehung zum Zeitpunkt der Samenreife zeigt. Dieses Ergebnis muß jedenfalls hinsichtlich der Primärblätter überraschen, weil ja die Keimpflanzen eine derartige Beziehung deutlich erkennen lassen. Um das Resultat verständlich zu machen, wurde die Entwicklung der Primärblätter noch etwas genauer untersucht.

4. Die Entwicklung der Primärblätter.

Wie bereits erwähnt wurde, hatten schon die ersten Versuchsreihen gezeigt, daß die Primärblätter der Pflanzen aus spät geernteten Samen, also der Pflanzen mit kurzen Epikotylen, größer sind als die Primärblätter der aus spät geernteten Samen gewonnenen Pflanzen (vgl. Fig. 2). An etiolierten Bohnen fand ich beispielsweise 16 Tage nach der Aussaat eine durchschnittliche Blattlänge von 2,0 cm, wenn es sich um Pflanzen aus Samen der Augusternten handelte, dagegen 3,5 cm bei Pflanzen aus Samen der Oktoberernten. Tabelle 7 enthält entsprechende Angaben für Freilandpflanzen. Die in dieser Tabelle angegebenen Werte für die Größe der Blattfläche wurden ermittelt, indem der Umriß der Blätter auf Schreibpapier nachgezeichnet und diese umrissenen Flächen dann ausgeschnitten und gewogen wurden.

Tabelle 7.

Entwicklung der Primärblätter an Freilandpflanzen. Samenernte 1931. Aussaat im Freiland am 12. Mai 1932. Messung der Primärblätter am 28. Mai. Die Blattfläche der Pflanzen aus Samen der Augusternte wurde = 1 gesetzt.

Zeit der Samenernte	Länge eines Primärblattes in mm	Breite eines Primärblattes in mm	Fläche eines Primärblattes, relativ
31. August.....	50 ± 3	43 ± 5	1
16. September....	67 ± 6	56 ± 7	1,5
24. Oktober.....	76 ± 6	71 ± 4	2,5

Verfolgt man aber die Blattentwicklung über eine längere Zeit, so zeigt sich schließlich eine bemerkenswerte Änderung: Die Primärblätter der Pflanzen aus Samen früher Ernte erreichen nämlich doch noch die Größe und das Gewicht der Blätter von Pflanzen aus Samen später Ernte. Ich gebe als Beispiel die Gewichte der Primärblätter von vier Wochen alten Gewächshauspflanzen (Tabelle 8).

Tabelle 8.

Gewächshauspflanzen, Alter 4 Wochen. Aus Samen der Ernte 1931.

Zeit der Samenernte	Gewicht eines Primärblattes (Mittelwert und dessen mittlerer Fehler) in g
7. September	$1{,}70 \pm 0{,}05$
24. Oktober	$1{,}60 \pm 0{,}05$

Die bei jungen Keimpflanzen aufgefundenen Unterschiede in der Größe der Primärblätter erklären sich also dadurch, daß die Primärblätter von Pflanzen mit kurzen Epikotylen (also von Pflanzen aus Samen später Ernte) ihre Endlänge früher erreichen als bei Pflanzen

mit langen Epikotylen. Fig. 4 läßt den Unterschied in der Geschwindigkeit der Blattentwicklung von Freilandpflanzen aus Samen früher und später Ernte deutlich erkennen.

Aus diesem Ergebnis darf man, zumal die Primärblätter im Samen noch keine Größenunterschiede zeigen, wohl den Schluß ziehen, daß die Unterschiede in der Größe der Primärblätter nur sekundär bedingt sind: Bei den Pflanzen mit hohen Epikotylen werden die zur Verfügung stehenden Nährstoffe längere Zeit für die Epikotylentwicklung benötigt als bei den Pflanzen mit niedrigen Epikotylen.

Dieser Erklärungsversuch stimmt mit der Tatsache überein, daß bei den Bohnenkeimpflanzen die Blattentwicklung in demselben Maße an Geschwindigkeit zunimmt, in dem sich die Wachstumsgeschwindigkeit der Epikotyle verringert. (Die Primärblätter nehmen noch dann erheblich an Länge zu, wenn das Epikotylwachstum bereits beendet ist, oder fast beendet ist.) Diese Erklärung stimmt ferner damit überein, daß die längeren Epikotyle eine größere Zeit bis zur Erreichung der Endlänge benötigen als die kürzeren (vgl. Fig. 1).

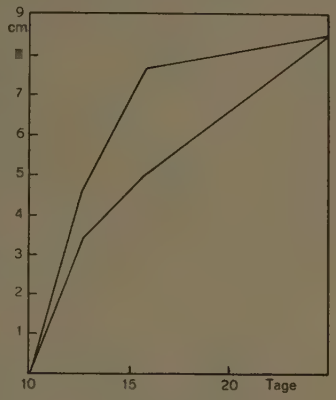


Fig. 4. Entwicklung der Primärblätter von Freilandpflanzen. Abszisse: Zeit nach der Aussaat. Ordinate: Längendurchmesser der Primärblattflächen. Jede Kurve gibt die Mittelwerte von 10 Pflanzen wieder. Obere Kurve: Pflanzen aus Samen der Ernte vom 24. Oktober. Untere Kurve: Pflanzen aus Samen der Ernte vom 31. August.

5. Die spätere Entwicklung.

Über den Verlauf der späteren Entwicklung habe ich nur wenige Beobachtungen gemacht. Diese zeigten, daß sich ähnlich wie die Entwicklung der Primärblätter auch die Anlage der ersten Blüten bei den Pflanzen mit hohen Epikotylen verzögert. Die Frühblüten treten umso schneller auf, je später die Samen, aus denen die Pflanzen aufgewachsen sind, im Vorjahr reiften. Jedoch sind die Unterschiede nur selten auffällig, zumeist handelt es sich bei den Pflanzen aus Samen später Ernten nur um einen Vorsprung von wenigen Tagen.

Begreiflicherweise ist ein Unterschied in den Ernteerträgen nicht vorhanden. Die Blütezeit erstreckt sich ja über mehrere Monate, so daß der anfängliche Vorsprung der Pflanzen aus Samen später Ernte

bedeutungslos bleiben muß. — Scheibe (1932) fand, daß beim Hafer die durch verschiedene Herkunft bedingten Unterschiede in der Beschaffenheit des Saatguts zu Unterschieden im Ernteertrag führen können. Dieses unterschiedliche Verhalten von *Phaseolus* und *Avena* darf uns schon darum nicht wundern, weil die Blütedauer beim Hafer auf eine viel kürzere Zeit beschränkt ist.

Erwähnt sei noch, daß sich irgend ein Einfluß auf die späteren Generationen nicht feststellen ließ: Die Beschaffenheit des Saatguts der Ernten von 1932 und 1933 war ganz unabhängig davon, ob das zur Aussaat benutzte Saatgut aus Frühernten oder aus Späternten der Jahre 1931 bzw. 1932 stammte. — Hieraus erkennen wir schon, daß die von uns untersuchten Erscheinungen nichts mit der phyletischen Potenz im Sinne von Sperlich (vgl. Einleitung) zu tun haben.

6. Sind für die Entstehung der beobachteten Unterschiede Innen- oder Außenfaktoren ausschlaggebend?

Durch den nächsten Schritt der Untersuchung sollte ermittelt werden, ob die beobachteten Unterschiede in der Entwicklung von Pflanzen aus Samen früher und aus Samen später Ernte, bzw. die Unterschiede in der Beschaffenheit dieser Samen selber, durch eine mit zunehmendem Alter der Mutterpflanzen zunehmende innere Veränderung dieser Mutterpflanzen entstehen, oder vielmehr infolge der direkten Einwirkung der Umweltbedingungen. Im ersteren Falle müßte für die Entstehung der von uns beobachteten Eigenschaften der Samen und der Keimlinge das Alter der Mutterpflanzen während der Samenreifung ausschlaggebend sein, es müßte also wichtig sein, ob es sich um Samen aus Frühblüten oder aus Spätblüten einer Pflanze handelt; im zweiten Fall müßte dieses Alter der Mutterpflanzen belanglos sein. Damit war die Möglichkeit zu einer experimentellen Entscheidung gegeben: Ich untersuchte die Samen (bzw. die Entwicklung der aus ihnen aufgewachsenen Keimpflanzen) von Mutterpflanzen, die zu sehr verschiedener Zeit gepflanzt worden waren, so daß gleichzeitig (also unter übereinstimmenden Außenbedingungen) gereifte, aber von Mutterpflanzen sehr verschiedenen Alters stammende Samen gewonnen werden konnten. Solche Versuche lassen sich mit *Phaseolus multiflorus* leicht durchführen, weil sich die Blütezeit auf mehrere Monate erstreckt.

Bei der Wiedergabe der Resultate beschränke ich mich hier auf das Versuchsjahr 1932 und bemerke nur, daß die Ergebnisse des Jahres 1933 keine prinzipielle Abweichung zeigten.

Die Aussaat der für die Samengewinnung benutzten Pflanzen erfolgte in der Zeit von Anfang April bis Mitte Juni in Zeitabständen von 14 Tagen. Die Frühblüten traten infolge dieser verschiedenen Aussaaten ebenfalls in verschiedenen Monaten auf. Damit war beispielsweise schon durch die Untersuchung der aus den Frühblüten jeder einzelnen Aussaat hervorgehenden Samen die Möglichkeit gegeben, eine Entscheidung über die Bedeutung des Alters der Mutterpflanzen und der Umgebungsfaktoren zu treffen: Das Alter der Mutterpflanzen war ja übereinstimmend, nur die Umweltbedingungen variierten.

Die folgende Übersicht (Tabelle 9) zeigt, zu welchen Zeiten die ersten Blüten an den Pflanzen der einzelnen Aussaaten auftraten und wann die ersten reifen Samen geerntet werden konnten. Die Reifungsdauer, d. h. die Zeit von der Blüte bis zum völligen Reifezustand der Samen, ist begreiflicherweise, wie die Tabelle zeigt, nicht konstant, sie wird offensichtlich durch günstige Außenbedingungen abgekürzt.

Die für diese Versuchsreihen benutzten Pflanzen stammten alle aus Samen der gleichen Ernte des Vorjahres (nämlich der Ernte des 10. Oktobers 1931). Diese Vorsichtsmaßregel habe ich getroffen, obwohl sie nach den Ergebnissen des vorigen Abschnitts wohl kaum erforderlich gewesen wäre.

Tabelle 9.

Entwicklung der Pflanzen bei verschiedener Aussaatzeit.

Zeit der Aussaat	Blütezeit der ersten Blüten	Die ersten Samen sind ausgereift am	Reifungsdauer der ersten Samen (Differenz der vorigen beiden Kolonnen)
2. April 1932	10. Juni	23. August	$10^1/_2$ Wochen
15. April 1932	15. Juni	23. August	10 „
29. April 1932	2. Juli	9. September	10 „
13. Mai 1932	18. Juli	4. Oktober	11 „
28. Mai 1932	28. Juli	16. Oktober	$11^1/_2$ „
13. Juni 1932	4. August	16. Oktober	$10^1/_2$ „

Die Ergebnisse dieser Versuche zeigten eindeutig, daß die Länge der Epikotyle im Samen und bei den Keimpflanzen lediglich durch die während der Samenreifung gegebenen Außenbedingungen bestimmt wird. Ich kann mich auf die Wiedergabe der Epikotylmessungen an ungekeimten Samen beschränken, da ebenso wie bei den früheren Versuchen auch jetzt wieder eine völlige Parallelität zwischen der in Samen und der an Keimpflanzen beobachteten Epikotyllänge bestand.

Die Ergebnisse sind in Fig. 5 zusammengestellt. Wir sehen, daß die Epikotyllänge eine deutliche Abhängigkeit vom Zeitpunkt der

Samenernte aufweist, daß sie aber bei allen Versuchsreihen praktisch übereinstimmt, sofern die Zeit der Ernte übereinstimmte. Es ist also

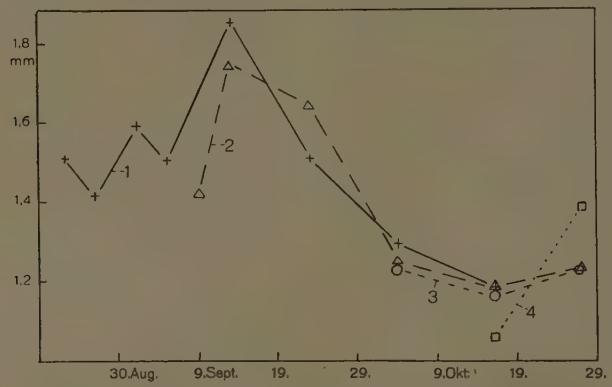


Fig. 5. Epikotyllängen in ungekeimten Samen. Die Samen stammen aus Mutterpflanzen, die zu sehr verschiedener Zeit (des gleichen Jahres) aufgewachsen sind, und die daher auch zu sehr verschiedener Zeit die ersten reifen Samen lieferten, nämlich am 23. August (1), am 9. September (2), am 4. Oktober (3) und am 16. Oktober (4). Abszisse: Zeit der Samenernte, und zwar sowohl für die erste, als auch für die späteren Ernten jeder dieser 4 Gruppen von Mutterpflanzen. Ordinate: Epikotyllänge.

belanglos, ob die Samen von Frühblüten oder von Spätblüten einer Pflanze stammen. Nicht das Alter der Mutterpflanzen, sondern die

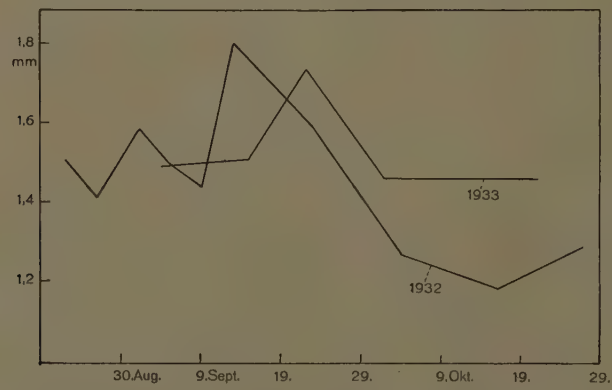


Fig. 6. Wie Fig. 5, aber die Ergebnisse der 4 Versuchsreihen zu einer einheitlichen Kurve zusammengefaßt (1932) und mit den entsprechenden Ergebnissen des Versuchsjahres 1933 verglichen.

während der Samenreifung herrschenden Außenbedingungen bestimmen die Epikotyllänge.

Mit diesem Resultat stimmt auch die schon früher erwähnte Tatsache überein, daß die Ergebnisse der einzelnen Versuchsjahre quantitativ keineswegs übereinstimmen. In Fig. 6 sind noch einmal die Gesamtergebnisse des Versuchsjahres 1932 in einer einheitlichen Kurve zusammengefaßt (also nicht mehr wie in Fig. 5 nach der Aussaat der Mutterpflanzen getrennt aufgezeichnet); dazu sind auch die entsprechenden Ergebnisse des Versuchsjahres 1933 eingetragen. Die Unterschiede der beiden Kurven sind recht auffällig; und wir wollen sie im nächsten Abschnitt berücksichtigen, um festzustellen, welche Außenfaktoren für die Determinierung der Epikotyllängen ausschlaggebend sind.

7. Welche Außenfaktoren sind wichtig?

Da die Schwankungen der in Samen (oder an Keimpflanzen) gemessenen Epikotyllängen eine gewisse gesetzmäßige Beziehung zur Jahreszeit erkennen lassen, liegt von vornherein die Vermutung nahe, daß namentlich Schwankungen des Lichtes und der Temperatur wichtig sind. Die Feuchtigkeitsschwankungen sind viel zu unregelmäßig, um die gefundene Beziehung erklären zu können.

Wie weit das Licht einen Einfluß hat, konnte wegen der experimentellen Schwierigkeiten nicht sicher entschieden werden. Ich erwähne nur, daß eine vorübergehende, täglich mehrere Stunden dauernde Verdunklung der reifenden Früchte durch schwarze Papierhüllen keinen Einfluß auf die Epikotylentwicklung hat. Hiermit wird natürlich noch nicht die Möglichkeit ausgeschlossen, daß das Licht durch seine Wirkung auf die Mutterpflanzen die Nahrungszufuhr zu den reifenden Samen begünstigt und dadurch einen Einfluß ausübt.

Wenngleich die Frage des Lichteinflusses noch nicht sicher entschieden werden konnte, scheint mir doch die Temperatur viel wichtiger zu sein. Um den Temperatureinfluß zu studieren, benutzte ich die von der Thüringischen Landeswetterwarte vorgenommenen Messungen der Jenaer Temperatur. Mir wurden Tabellen mit den durchschnittlichen Tagestemperaturen zur Verfügung gestellt; hier begnüge ich mich mit der Wiedergabe einer Übersicht über die durchschnittlichen Wochentemperaturen von der Zeit der ersten Blüten bis zur Zeit der letzten Ernten für die Versuchsjahre 1932 und 1933 (Fig. 7). Die unmittelbare Vergleichung dieser Temperaturkurven mit den bei den einzelnen Ernten dieser beiden Versuchsjahre gefundenen Epikotyllängen in den Samen läßt noch keinen klaren Zusammenhang erkennen;

ob ein solcher überhaupt besteht, wurde mit Hilfe der Korrelationsrechnung zu entscheiden versucht.

Der erste Schritt dieser Rechnung bestand darin, daß für jede einzelne Ernte festgestellt wurde, wie die durchschnittliche Wochentemperatur während der ersten, zweiten, dritten usw. Woche vor dieser Ernte war. Dann wurde nacheinander geprüft, ob ein Zusammenhang zwischen der Epikotyllänge und der Temperatur während der ersten, zweiten, dritten usw. Woche vor der Ernte besteht. Wie diese Untersuchung vorgenommen wurde, will ich an einem Beispiel zeigen, und zwar für die bei der Ernte des Jahres 1932 gefundene Beziehung zwischen der Epikotyllänge im Samen und der durchschnittlichen Temperatur während der ersten Woche vor dieser Ernte. Der Tag der Ernte selber wurde bei der Ermittlung der Durchschnittstemperatur nicht eingerechnet, weil die Ernte schon morgens oder mittags vorgenommen wurde. So ist also beispielsweise bei der Ernte vom 27. August unter „erste Woche vor der Ernte" die Zeit vom 20. bis 26. August zu verstehen. Tabelle 10 zeigt die Berechnung dieser Durchschnittstemperaturen.

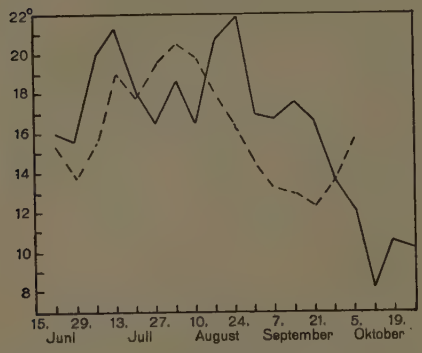


Fig. 7. Temperaturverlauf (Wochendurchschnittstemperaturen) in den Versuchsjahren 1932 (——) und 1933 (- - -).

Tabelle 10.

Durchschnittstemperatur während der ersten Woche vor den einzelnen Ernten des Jahres 1932.

Ernte	Durchschnittstagestemperatur während des 1., 2. usw. Tages vor der Ernte							Durchschnittstemperatur der ganzen Woche
	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	
23. August	21,7	24,7	23,7	23,1	22,6	22,7	22,9	23,1
27. August	16,9	15,2	14,3	16,5	21,7	24,7	23,7	19,0
1. September	18,5	17,3	15,3	18,4	22,7	16,9	15,2	17,8
5. September	15,2	21,7	14,6	17,0	18,5	17,3	15,3	17,1
9. September	17,7	17,6	18,8	12,5	15,2	21,7	14,6	16,9
13. September	14,4	17,8	21,7	20,1	17,7	17,6	18,8	18,3
23. September	8,2	9,3	12,4	17,7	16,7	18,9	17,5	14,4
4. Oktober	8,3	13,0	14,5	14,5	14,1	12,8	12,4	12,8
16. Oktober	7,8	13,7	13,6	10,5	9,7	10,2	11,6	11,0
27. Oktober	10,3	7,8	9,3	12,9	13,4	13,1	8,9	10,8

Die so gefundenen Durchschnittstemperaturen wurden, von den niedrigsten ausgehend, in einer Tabelle angeordnet und die in den Samen der betreffenden Ernten gefundenen Epikotyllängen in die zweite Kolonne dieser Tabelle geschrieben (Tabelle 11).

Tabelle 11.

Zur Berechnung der Korrelation zwischen Epikotyllänge im Samen und Temperatur während der ersten vor der Ernte liegenden Woche. T = Temperatur. E = Epikotyllänge. Erklärung der anderen Bezeichnungen im Text.

T	E in mm	Δ_T	Δ_E	$\Delta_T \cdot \Delta_E$	Δ_T^2	Δ_E^2
10,8	1,29	— 5,3	— 0,16	+ 0,85	25,8	0,026
11,0	1,18	— 5,1	— 0,27	+ 1,38	26,0	0,073
12,8	1,27	— 3,3	— 0,18	+ 0,59	10,9	0,032
14,4	1,58	— 1,7	+ 0,13	— 0,22	28,9	0,017
16,9	1,43	+ 0,8	— 0,02	— 0,16	0,6	0,000
17,1	1,48	+ 1,0	+ 0,03	+ 0,03	1,0	0,001
17,8	1,58	+ 1,7	+ 0,13	+ 0,22	28,9	0,017
18,3	1,80	+ 2,2	+ 0,35	+ 0,77	4,8	0,123
19,0	1,41	+ 2,9	— 0,04	— 0,12	8,4	0,002
23,1	1,51	+ 7,0	+ 0,06	+ 0,42	49,0	0,004
M = 16,1	M = 1,45			+ 4,26 — 0,50 $\Sigma = + 3,76$	$\Sigma = 184,3$	$\Sigma = 0,295$

Dann wurde der Mittelwert der Temperatur (16,1°) und der Mittelwert der Epikotyllänge (1,45 mm) berechnet. Jetzt konnte die Abweichung der Einzeltemperaturen bzw. der einzelnen Epikotyllängen von den Mittelwerten bestimmt werden (Δ_T bzw. Δ_E) und ferner die Quadrate dieser Abweichungen (Δ_T^2 bzw. Δ_E^2).

Die Streuungsgröße der Temperaturen und der Epikotyllängen wurde nach der Formel

$$\sigma = \pm \sqrt{\frac{\Sigma \Delta_x^2}{n-1}}$$

berechnet, wobei Δ_x entweder Δ_T oder Δ_E entspricht. Es ergibt sich

$$\sigma_T = \pm 4{,}52$$

$$\sigma_E = \pm 0{,}18$$

Endlich wurden noch die Produkte $\Delta_T \cdot \Delta_E$ gebildet und addiert. Die Summe

$$\Sigma \Delta_T \cdot \Delta_E = + 3{,}76$$

Die vermutete Korrelation zwischen T und E berechnen wir nach der Formel

$$K_{TE} = \frac{\Sigma \Delta_T \cdot \Delta_E}{n \cdot \sigma_T \cdot \sigma_E}$$

in der K_{TE} der Korrelationskoeffizient für diese Beziehung der beiden Größen und n die Anzahl der Messungen (in unserem Falle die Anzahl der Ernten) bedeutet. Diese Berechnung ergibt den Wert

$$K_{TE} = 0{,}46.$$

Der mittlere Fehler dieses Korrelationskoeffizienten wurde mit Hilfe der Formel

$$F_m = \frac{1 - K_{TE}^2}{\sqrt{n}}$$

bestimmt. Er ist = 0,25. Wir erhalten demnach

$$K_{TE} = 0{,}46 \pm 0{,}25$$

Würde keine Abhängigkeit zwischen Epikotyllänge und Temperatur bestehen, so müßte $K_{TE} = 0$ sein. Wenn, wie in unserem Falle $0 < K_{TE} < 1$, so heißt das, daß zwar eine Abhängigkeit der Epikotyllänge von der durchschnittlichen Temperatur der unmittelbar vor der Ernte liegende Woche besteht, daß aber diese Temperatur nicht allein für die gefundenen Schwankungen der Epikotyllängen verantwortlich ist.

Aus diesem Grunde mußte geprüft werden, ob vielleicht auch die Temperatur der 2., 3. usw. Woche vor der Ernte von Bedeutung ist. Für diese Zeiten wurden die Korrelationskoeffizienten ganz entsprechend bestimmt. Dabei ergaben sich für die 2., 3., 4. und 5. Woche vor der Ernte ebenso wie für die erste Woche Korrelationskoeffizienten von etwa 0,45 bis 0,55 mit einem mittleren Fehler von etwa $\pm 0{,}25$. Für die weiter zurückliegenden Wochen (6. bis 10. Woche vor der Ernte) ergaben sich Korrelationskoeffizienten zwischen $-0{,}3$ und $+0{,}3$ mit einem mittleren Fehler von 0,2 bis 0,3. Für diese weiter zurückliegenden Wochen fällt also die Abweichung des Korrelationskoeffizienten von 0 noch in die Fehlergrenze.

Wir sehen somit, daß die Epikotyllänge offenbar durch die Temperatur der fünf unmittelbar vor der Ernte liegenden Wochen bestimmt wird, während die Temperatur der weiter zurückliegenden Zeit belanglos ist.

Da der mittlere Fehler der berechneten Korrelationskoeffizienten ziemlich hoch ist, habe ich die Resultate noch einmal nachgeprüft, indem der Berechnung einmal die Durchschnittstemperatur für die gesamten fünf der Ernte unmittelbar vorhergehenden Wochen und zweitens die Durchschnittstemperatur der vor dieser Zeit liegenden 5 Wochen (also der 6. bis 10. Woche vor der Ernte) zugrunde gelegt wurde.

Für die Beziehung zwischen der Durchschnittstemperatur der 1. bis 5. Woche vor der Ernte und der Epikotyllänge ergab sich

$$K_{TE} = 0{,}80 \pm 0{,}10$$

für die Beziehung zwischen der Durchschnittstemperatur der 6. bis 10. Woche vor der Ernte und der Epikotyllänge

$$K_{TE} = 0{,}0 \pm 0{,}3.$$

Hiermit bestätigt sich das Ergebnis, daß für die Determinierung der Epikotyllänge im reifenden Samen nur die Temperatur während der der Ernte unmittelbar vorhergehenden Wochen wichtig ist.

Leider liefert eine entsprechende Auswertung der Resultate des Versuchsjahres 1933 keine brauchbaren Ergebnisse. Einmal weil die Zahl der Ernten zu gering ist und daher die Fehlergrenze zu hoch wird. Vor allem aber waren die Durchschnittstemperaturen während dieses Versuchsjahres bei den einzelnen Ernten zu wenig verschieden, um sichere Unterschiede in den Epikotyllängen ergeben zu können. Während wir für die Durchschnittstemperaturen während der 5 der Ernte unmittelbar vorhergehenden Wochen bei den einzelnen Ernten des Jahres 1932 Schwankungen von 10,8—18,6° fanden, lagen die entsprechenden Schwankungen während des Versuchsjahres 1933 nur zwischen 11,5 und 16,5°. Der Korrelationskoeffizient für die Beziehung zwischen der Durchschnittstemperatur während dieser Zeit und der Epikotyllänge hat den Wert $0{,}3 \pm 0{,}5$, liegt also nicht außerhalb der Fehlergrenzen. — Vielleicht ist dieser Korrelationskoeffizient schon darum so klein, weil anscheinend auch im Versuchsjahr 1932 keine einfache Proportionalität zwischen Temperatur und Epikotyllänge bestand, sondern vorwiegend erst die Temperaturen über 18° das Epikotylwachstum fördern. Wenn aus den Ergebnissen des Versuchsjahres 1932 die Ernten fortgelassen werden, bei denen die Durchschnittstemperatur während der der Ernte vorhergehenden 5 Wochen über 18° lag, so ergibt sich auch hier ein wesentlich geringerer Korrelationskoeffizient ($K_{TE} = 0{,}4$). Der Unterschied in den Ergebnissen der beiden Versuchsjahre darf uns also nicht wundern.

8. Allgemeines.

Wir kommen zu dem Ergebnis, daß sich die Beobachtungen, von denen wir bei unseren Versuchen ausgingen, tatsächlich ebenso wie diejenigen von Scheibe über das Verhalten des Hafers aus einer Abhängigkeit der embryonalen Entwicklung von den Außenbedingungen erklären. Gegenwärtig müssen wir uns im wesentlichen mit dieser Feststellung, daß eine solche Abhängigkeit besteht, begnügen. Eine exaktere physiologische Analyse wäre nur möglich, wenn die Pflanzen im Gewächshaus unter experimentell regulierbaren Licht- und Temperaturbedingungen aufgezogen werden könnten. Solche Versuchsbedingungen wären vor allem darum erforderlich, weil nach den Untersuchungen von Blaauw und seinen Mitarbeitern an *Hyacinthus*, *Tulipa*, *Convallaria*, *Narcissus* usw. die Abhängigkeit der Entwicklung von der Temperatur recht kompliziert sein kann. Ich erinnere nur daran, daß für das Streckungswachstum oftmals eine ziemlich niedrige Temperatur optimal ist, daß dabei aber sogar zwei verschiedene Temperaturoptima bestehen, nämlich eines für die direkte Wirkung und eines für die Nachwirkung (Blaauw, Hartsema usw.).

Die Zellteilung scheint allerdings namentlich durch hohe Temperaturen gefördert zu werden. Luyten (1927) fand, daß die Laubblätter von *Hyacinthus orientalis* nach einer 5 Wochen langen Einwirkung von 35° etwa doppelt so lang werden wie nach einer gleich langen Einwirkung von 17°. Diese größere Länge der unter dem Einfluß hoher Temperatur gewachsenen Blätter ist nicht durch größere Zellen, sondern durch eine Zunahme der Zahl der Zellen bedingt. Luytens Resultat kommt wohl dem unserer *Phaseolus*versuche recht nahe. Ich erwähne darum noch, daß in den Embryonen der *Phaseolus*samen früher und später Ernten nie eine verschiedene Zellgröße, sondern nur eine verschiedene Anzahl von Zellen festgestellt werden konnte. Zum Beispiel betrug die Länge der Epikotylepidermiszellen (d. h. deren Durchmesser in der Richtung der Epikotyllängsachse) in den Samen aller Ernten des Jahres 1932 im Durchschnitt 0,0055 bis 0,0060 mm, mit einem mittleren Fehler, der stets kleiner als 0,0005 war. Zweifellos also handelt es sich bei der Temperaturwirkung auf die reifenden Samen um eine Beeinflussung des Teilungswachstums.

Die Tatsache, daß die Epikotylhöhe der Keimpflanzen durch die Zahl der Zellen im Epikotyl des Embryo determiniert wird, läßt sich dadurch erklären, daß eine von vornherein bestimmte Zahl von Teilungen durchgeführt wird und jede Zelle dann unabhängig von der Beschaffenheit des Saatguts auf eine bestimmte Länge heranwächst. Ich fand durch Vergleichung der Zellgrößen in 10 cm hohen Epikotylen mit denen des ungekeimten Embryo, daß in einigen Gewebearten überhaupt keine Teilungen mehr stattfinden, während andere Gewebe eine beschränkte, offenbar aus inneren Gründen festliegende Zahl von Zellteilungen zeigen.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Epikotyle von *Phaseolus multiflorus*-Keimpflanzen erreichen (unabhängig von den Bedingungen der Aufzucht) je nach dem Zeitpunkt der Samenernte eine verschiedene Höhe. In der Regel werden die Epikotyle umso höher, je früher im Sommer die Samen geerntet wurden. Die Primärblätter zeigen nur eine verschiedene Entwicklungsgeschwindigkeit: bei den Keimpflanzen mit hohen Epikotylen wachsen die Primärblätter langsamer als bei den Pflanzen mit niedrigen Epikotylen. Die Endlänge der Primärblätter zeigt aber (im Durchschnitt) keine Unterschiede.

Die Unterschiede der Epikotyllängen sind schon in den Embryonen der ungekeimten Samen verschiedener Erntezeit nachweisbar. Die

Größe der Primärblätter und der Radicula dagegen stimmt im Durchschnitt bei den Samen aller Ernten überein.

Die genannten Unterschiede in der Epikotyllänge erklären sich lediglich durch die Wirkung der während der Samenreifung gegebenen Außenfaktoren, und zwar kann das embryonale Epikotylwachstum (genauer: das Teilungswachstum) hauptsächlich während der letzten fünf Wochen der Reifung durch hohe Temperaturen gefördert werden.

Literaturverzeichnis.

Blaauw, A. H., Hartsema, A. M. u. Huisman, E., Temperatur en strekkingsperiode van de *Narcis* I. Proc. K. Akad. Wet. Amsterdam **35,** 803 (1932).

Bünning, E., Die Abhängigkeit der Entwicklung etiolierter Bohnen (*Phaseolus multiflorus*) vom Zeitpunkt der Samenreife. Ber. d. D. Bot. Ges. **49,** 494 (1932).

Hartsema, A. M. u. Luyten, I., De invloed von lage temperaturen op het snelle strekken en bloeien van *Convallaria majalis*, I. u. II. Proc. K. Akad. Wet. Amsterdam **36,** 120 (1933).

Iwanoff, N. N., Über die Veränderlichkeit der chemischen Zusammensetzung der Pflanzen. Bioch. Zeitschr. **250,** 430 (1932).

— — Über die Veränderlichkeit des Fermentgehalts in Samen und Früchten. Ebenda **254,** 71 (1932).

— u. Lishkevicz, Bull. appl. Bot. and Plantbreeding **21,** 3 (1929). (Zitiert nach Scheibe).

Luyten, I., On the favorable effect of 35° C on the cell formation in foliage-leaves of *Hyacinthus orientalis*. Proc. K. Akad. Wet. Amsterdam **30,** 197 (1927).

Scheibe, A., Die Keimung des Hafers in ihrer Abhängigkeit von der physiologischen Konstitution des Saatgutes. Arch. f. Pflanzenbau **8,** 579 (1932).

— — Das Keimpflanzenwachstum des Hafers in seiner Abhängigkeit von der physiologischen Konstitution des Saatgutes. Ebenda **9,** 197 (1932).

Sperlich, A., Die Fähigkeit der Linienerhaltung (phyletische Potenz), ein auf die Nachkommenschaft von Saisonpflanzen mit festem Rhythmus ungleichmäßig übergehender Faktor. Sitz.Ber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. I, **128,** 1 (1919).

— — Weitere Versuche über die phyletische Potenz an reinen Linien und Freilandmaterial von *Alectorolophus hirsutus* All. Zeitschr. ind. Abst. u. Vererb. **33,** 1 (1923).

Untersuchungen an Selaginella (Makroprothallien, Befruchtung und Apomixis).

Von

Hermann Geiger.

Mit 10 Abbildungen im Text.

(Aus dem Botanischen Institut der Universität München.)

I. Einleitung.

Die Gattung *Selaginella* umfaßt nach Hieronymus (S. 621) ungefähr 500 Arten, unter ihnen findet man eine große Formenmannigfaltigkeit in der Ausbildung der Vegetations- und Fortpflanzungsorgane.

Die Aufgabe der vorliegenden Arbeit war die Aufklärung von Einzelheiten des Makroprothalliumbaues und der Fortpflanzung bei einigen Arten. Die früheren Untersuchungen vor allem von Bruchmann haben die Fortpflanzung der Selaginellaceen im Prinzip klargestellt aber doch nicht alle Fragen gelöst, und es sind an den verschiedensten Stellen Lücken geblieben. Diese Lücken galt es festzustellen und nach Möglichkeit zu schließen. Außerdem war das Zustandekommen der eigentümlichen Embryobildung im Sporangium bei *S. apus* und *anocardia* zu prüfen, eine Erscheinung, über die Miß Lyon zuerst berichtete.

Die Anregung zu dieser Arbeit stammt von Herrn Geheimrat Goebel, und das Gefühl tiefster Dankbarkeit bewegt mich dazu, auch an dieser Stelle meines hochverehrten Lehrers zu gedenken. Bis zum Ende des Monats September 1932, also bis kurze Zeit vor seinem Tod hat er dem Fortgang dieser Arbeit sein stetes Interesse gewidmet. Es ist mir auch mehr als eine angenehme Pflicht, Herrn Professor F. von Wettstein meinen herzlichen Dank dafür auszusprechen, daß er bereit war, die Leitung der führerlos gewordenen Arbeit zu übernehmen. Zu besonderem Dank verpflichtet bin ich den Herren Professoren Kupper und Sandt für die reichliche Versorgung mit lebenden Pflanzen und Sporenmaterial.

II. Kultur.

Die Ausgangssporen für meine Kulturen konnten zum größten Teil aus den Gewächshäusern des Nymphenburger Gartens entnommen werden.

Als Nährböden wurden erprobt: Torfplatten in frischem Zustand und in heißem Dampf sterilisiert; Beneckeagar; Filtrierpapier mit Nährlösung und mit destilliertem Wasser getränkt; und kalkhaltiger Sand, der mit Nährlösung oder mit destilliertem Wasser versetzt wurde. Feinkörniger, feuchter Sand erwies sich als günstigster Nährboden.

Die folgende Aufstellung zeigt die Keimungsdauer von Makrosporen bei verschiedenen Nährböden. Die Aussaat erfolgte Mitte Juni 1931. Der Sand wurde in lufttrockenem Zustand in Petrischalen gefüllt. Die Schalen wurden mindestens eine

halbe Stunde bei einer Temperatur von 170° C im Heißluftsterilisator sterilisiert. Der Sand wurde teils mit destilliertem Wasser und teils mit einer Nährlösung, wie sie bei der Bereitung von Beneckeagar Verwendung findet, getränkt. Die Anwendung der Nährlösung erwies sich aber als überflüssig, da die Makrosporen offenbar schon alle zu ihrer Entwicklung nötigen Nährstoffe vom Muttersporophyten mitbekommen.

1. *S. Martensii* var. *flaccida*. a) auf nichtsteriler Torfplatte gesät, nach 33 Tagen noch keine Öffnung der Sporen; b) auf nichtsterilen Sand gesät, nach 11 Tagen sind die Sporen geöffnet und haben lange Rhizoiden; c) auf feuchtes Filtrierpapier gesät, nach 20 Tagen ist eine Spore geöffnet, nach 27 Tagen die Mehrzahl;

2. *S. Martensii* var. *formosa*. a) auf sterilen Beneckeagar gesät, nach 12 Tagen haben einige Sporen sich geöffnet, die Pilze haben aber auch die Prothallien angegriffen; b) auf sterilen Torfagar gesät, nach 52 Tagen immer noch keine Öffnung der Sporen.

3. *S. Kraussiana*. a) auf sterilen Beneckeagar gesät, nach 38 Tagen haben die meisten Sporen sich geöffnet, sie sind aber von Pilzen stark befallen; b) auf sterilen, mit destilliertem Wasser getränkten Sand gesät, nach 9 Tagen haben sich die Sporen geöffnet.

Nach dieser Vorbehandlung des Nährbodens erfolgte die Aussaat der Makro- bzw. Mikrosporen. Handelte es sich um Arten, bei denen festzustellen war, ob die Fortpflanzung amphimiktisch oder parthenogenetisch stattfindet, so wurde jede einzelne Makrospore unter dem Präpariermikroskop auf allen Seiten nach etwa anhaftenden Mikrosporen untersucht und nur die von Mikrosporen freien Makrosporen wurden ausgesät. War das Heranziehen von Embryonen beabsichtigt, so wurden die Mikrosporen unmittelbar auf das Makroprothallium gebracht, sobald dies nach der Öffnung des Exospors freilag, die Mikrosporen keimten dann auf dem Makroprothallium.

Man muß sich vergegenwärtigen, daß man sicher bei den meisten Arten unter einer „reifen Makrospore" ein Gebilde zu verstehen hat, das schon ein mehr oder weniger weit entwickeltes Prothallium innerhalb der geschlossenen Sporenmembranen ist. Soweit der Entwicklungszustand des Makroprothalliums bis zu seiner Ablösung vom Sporophyten bekannt war, wurde bei dem Begriff „Keimung" unterschieden in: 1. primäre Keimung = Keimung innerhalb der verschlossenen Makrospore im Sporangium auf dem Sporophyten. 2. sekundäre Keimung = weitere Entwicklung des vorgekeimten Makroprothalliums.

Die Makrosporen vieler Selaginellen sind sehr trockenheitsbeständig und verlieren auch durch eine lange Ruhezeit ihre Keimungsfähigkeit nicht. *S. anocardia* konnte noch nach einer Lagerung von 112 Tagen, *S. apus* nach 250 Tagen, *S. Kraussiana* nach 144 und *S. rotundifolia* nach 314 Tagen zur sekundären Keimung veranlaßt werden.

III. Apomixis[1]) bei *Selaginella anocardia* Al. Braun.

Selaginella anocardia gehört der Untergattung *Heterophyllum* an und wird nach Hieronymus zu den *Pleiomakrosporangiaten*, Gruppe der *S. apus* gestellt. Die Angabe von Hieronymus, daß bei *S. anocardia* keine Mikrosporen gebildet

1) Die Terminologie für die Fortpflanzungsarten der Apomixis usw. ist nach H. Winkler (1908, 1920, 1934) angewandt.

werden, ist nicht richtig. Schon Goebel schreibt über diese Art: „. . . Sie fiel mir dadurch auf, daß in den Blüten fast nur Makrosporangien hervorgebracht werden. Unter sehr zahlreichen (mindestens 50!) untersuchten Blüten fand ich nur bei zwei je ein Mikrosporangium — neben zahlreichen Makrosporangien. . . ". Im Sommer 1932 habe auch ich an den Pflänzchen des botanischen Gartens in München einige wenige Mikrosporangien mit zahlreichen, äußerlich normal ausgebildeten Mikrosporen feststellen können. Die Diagnose von Hieronymus für *S. anocardia* ist also in dem Sinne zu ergänzen, daß an den Sporophyllständen wenige Mikrosporangien entstehen.

S. anocardia kommt in Brasilien von Rio de Janeiro bis Santa Catharina vor, nach Goebel an schattigen Waldstellen, z. B. am Corcovado.

Längsschnitte (Eisenhämatoxylin, 5 μ) durch gekeimte Makrosporen zeigten, daß die Embryobildung unmittelbar nach der Öffnung des Exospors einsetzt; denn völlig geschlossene Makrosporen bestehen wohl aus einer Anzahl von Zellen, doch niemals fand ich in ihnen einen Embryo. Makrosporen, deren Exospor nur einen schmalen Spalt aufwies, hatten dagegen schon je einen mehrzelligen Embryo parthenogenetisch gebildet. Es werden stets nur wenige Prothalliumzellen angelegt, und der größte Raumanteil innerhalb des Exospors ist nicht zellig gegliedert. Ein Diaphragma zwischen generativem und vegetativem Prothallium ist nicht vorhanden, und bei den wenigen, fast gleichartigen Zellen des Prothalliums fällt es sehr schwer, überhaupt eine Grenze zwischen generativer und vegetativer Zone festzulegen, wie aus Fig. 1 und 2 hervorgeht, besonders im Vergleiche mit Fig. 6 von *S. rotundifolia*. Nach zahlreichen Merkmalen und insbesondere nach der Fortpflanzungsweise ist also *S. anocardia* eine abgeleitete, rückgebildete Art.

Fig. 1. Parthenogenetische Embryoentwicklung bei *S. anocardia* im verschlossenen Archegonium. H_k = Halskanalzelle, B_k = Bauchkanalzelle, E_m = Embryo.

Die Prothalliumzellen sind zum Teil mit Reservestoffen reichlich gefüllt. Der untere nicht zellulär gegliederte Teil der Makrospore enthält die Reservestoffe in einer zähen gallertigen Flüssigkeit eingelagert. Die Zellbildung geht vom oberen Pol des Makroprothalliumraumes aus. Deshalb verlaufen die Zellwände der untersten Schicht des zellulären Prothalliums frei in das nichtzellige Prothallium hinein, diese Grenzzellen sind nicht mehr allseitig von einer Zellwand umgeben.

Die Entwicklung des Prothalliums und des Embryos vollzog sich innerhalb des folgenden Zeitraumes: Die Makrosporen einer dieser Kulturen wurden ausgesät am 5. Dez. 1931. Nach 16 Tagen war das Exospor geöffnet. Das nach 21 Tagen aus der Kultur entnommene und fixierte Makroprothallium zeigte schon einen mehrzelligen parthenogenetischen Embryo. Gleichzeitig ausgesäte Makrosporen lieferten kräftige Keimpflänzchen, die aber erst am 9. Febr. 1932 nach 66tägiger Entwicklungszeit aus den Prothallien hervorbrachen.

In Fig. 2 sieht man bei h_1 und h_2 die Wände der inneren Halszellenschicht des Archegoniums, H_k ist die zwischen die Halszellen vorgeschobene Halskanalzelle. Wesentlich an dieser Anordnung der Zellen ist: daß 1. die Halszellen der äußeren Schicht h_3 und h_4 (die auch als Deckelzellen bezeichnet werden) noch verschlossen sind und 2. die Halskanalzelle durch ihr Vorhandensein im Archegonienhals den Archegonienbauch gegen das Eindringen von Spermatozoiden verschließt, während gleichzeitig schon aus der Eizelle der Embryo hervorgegangen ist.

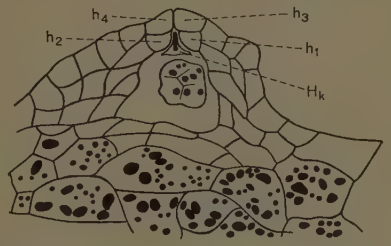


Fig. 2. Die Halskanalzelle = H_k zwischen den inneren Halszellen h_1 und h_2. Äußere Halszellen h_3 und h_4.

Fig. 1 zeigt den jungen Embryo innerhalb des zellulären Makroprothalliums; es sind vier Zellkerne und Zellen sichtbar. Die Zellen des Embryos sind aus der Eizelle hervorgegangen; denn diese ist restlos verschwunden, während die viel kleineren Schwesterzellen der Eizelle, die Halskanalzelle und zum Teil auch noch die Bauchkanalzelle, erhalten geblieben sind. Über den embryonalen Zellen liegt eine schmale etwas gefaltete Zelle, der Rest der Bauchkanalzelle B_k. Außerdem sieht man wieder die Halskanalzelle, welche eben im Begriffe ist, sich gegen die Archegonienhalszellen vorzuwölben, was bei einer normalen Entwicklung des Archegoniums der Beginn der Sprengung der beiden Halszellenschichten ist. In den beobachteten Fällen kam aber der Öffnungsvorgang mit der verspäteten Vorwölbung der Halskanalzelle zum Stillstand (Fig. 2). Damit ist eine ganz sichere Bestätigung der apomiktischen Fortpflanzung erbracht, da die abnormale Stellung der Halskanalzelle bei der parthenogenetischen Embryobildung jegliche Befruchtung von außen unter allen Umständen verhindert.

Ein schematisches Bild der parthenogenetischen Embryoentwicklung stellt die auf Grund aller untersuchten Schnitte ausgeführte Zeichnung Fig. 3 dar.

In Übereinstimmung mit den Beobachtungen Bruchmanns an *S. rubricaulis* und *S. spinulosa* (1912, S. 212ff. und Fig. 60—64) fand ich bei *S. anocardia* nur in scheinbar unreifen und geschlossenen Archegonien, deren Halszellen kaum über die Oberfläche des Prothalliums hervorgewölbt waren, die parthenogenetischen Embryonen. Die elf charakteristischen Zellen des Archegoniums (8 Halszellen, 1 Halskanalzelle, 1 Bauchkanalzelle und 1 Eizelle) waren stets vorhanden. Die beiden Kanalzellen verschleimten nicht.

Abweichend von dem Verhalten der *S. rubricaulis* wölbt sich aber die Halskanalzelle von *S. anocardia* keilförmig gegen die innere, zweite Halszellenschicht vor (Fig. 2) und drängt sich zwischen diese, so daß nur die erste Halszellenschicht, bestehend aus den vier wenig nach außen vorgewölbten Deckelzellen, fest verschlossen bleibt.

Fig. 3. Schematische Darstellung der parthenogenetischen Embryoentwicklung.

Wie die Blüten von *S. rubricaulis* enthalten auch die von *S. anocardia* eine große Anzahl von Makrosporangien und nur selten zu bestimmten Zeiten wenige Mikrosporangien, während *S. spinulosa* eine größere Anzahl von Mikrosporen hervorbringt.

Bruchmann hat selbst keine Untersuchungen darüber angestellt, ob bei *S. spinulosa* und *S. rubricaulis* diplophasige oder haplophasige (Winkler 1934) Parthenogenesis stattfindet; er schreibt (1912, S. 212): „Ich habe nicht festgestellt, ob die Zellkerne der Prothallien und Eizellen von *S. rubricaulis* haploid oder diploid sind". Allein auf Grund eines Vergleiches mit der Parthenogenesis bei *Marsilia Drummondii* (Strasburger 1907) kommt Bruchmann zu der Ansicht, daß auch bei *S. rubricaulis* der Unterschied in der Zahl der Chromosomen zwischen Gametophyt und Sporophyt aufgehoben sei. Ernst (1918) und Winkler (1908), welche beide die Ansicht Bruchmanns teilen, haben sie nicht durch Chromosomenzählungen gestützt. Graustein 1930 teilt mit, daß sie bei *S. apus* irreguläre Metaphasen gesehen habe, sie zögert aber eine bestimmte Chromosomenzahl zu nennen, da sie die Zählungen nicht für zuverlässig hält.

IV. Die Fortpflanzung der *Selaginella apus* Spring e. p.

S. apus wird von Hieronymus zur Untergattung *Heterophyllum*, und zwar zu den *Pleiomakrosporangiaten* gezählt. Diese seit einem halben Jahrhundert schon in den Gewächshäusern kultivierte Art hat ihre natürlichen Standorte in Nordamerika von Texas bis Kanada.

An dieser Stelle möchte ich noch besonders hervorheben, daß die Ausgangssporen zu den hier geschilderten Kulturversuchen von Pflanzen stammen, die im hiesigen botanischen Garten unter dem Namen *S. apus* kultiviert und von Goebel unter diesem Namen erwähnt wurden. Goebel hat den Namen auch bei seinen Veröffentlichungen gebraucht. Bei den bestehenden Widersprüchen in der Systematik der *Selaginellaceae* ist die Verständigung über die Artnamen nicht immer leicht; denn die von Baker in seinem „Handbook of the Fern-Allies" 1887 angewandte Namengebung und diejenige von Hieronymus weichen in manchen Fällen voneinander ab. Auf Anraten Goebels sind für alle in dieser Arbeit genannten Artnamen und sonstigen systematischen Bemerkungen die Angaben von Hieronymus benützt worden.

Miß F. M. Lyon hat in der Zusammenfassung ihrer ersten Arbeit (1901) die folgende Behauptung über die Befruchtung aufgestellt: „Fertilization in both species (*S. apus* und *rupestris*) occurs while the spores are unshed and the sporangia are still attached to the strobilus. At this period the strobilus ceases to form new sporangia. The strobilus of *S. rupestris* retains its physiological connection with the plant until the embryo has produced cotyledons and a root." In einer späteren Arbeit (1904) gibt Lyon an, daß die zu ihren Versuchen benutzte *S. apus* sich apomiktisch fortpflanze. Goebel hat sich hiezu mehrfach geäußert (1910, 1915).

Die in den hiesigen Gewächshäusern befindlichen Kulturen von *S. apus* „blühen" zwar selten, aber doch regelmäßig im Frühsommer und liefern dann eine große Anzahl von Makro- und Mikrosporen.

Die Makrosporen wurden nach der früher geschilderten Methode darauf untersucht, ob Mikrosporen an ihnen haften geblieben waren, und wenn dies nicht der Fall war, wurden sie einzeln — nicht innerhalb des Sporangiums und auch nicht im Tetradenverband — in eine Schale ausgesät, um zu prüfen, ob sie wirklich ohne Befruchtung Embryonen bilden können. Bei einer anderen Gruppe von Kulturen stellte ich den Gegenversuch unter möglichst gleichen Außenbedingungen an, indem ich Mikro- und Makrosporen zusammen in eine Schale brachte; auch hier wurden die Makrosporen einzeln ausgesät um zu beweisen, daß die Keimung und Befruchtung nicht an die Anwesenheit der Makrosporen im Makrosporangium gebunden ist.

Da gutes Abschleudern der Makrosporen aus den Sporangien nur beim Austrocknen der Sporophyllstände möglich ist, schnitt ich die reifen Sporophyllstände von der Pflanze ab und legte sie in nicht ganz luftdicht verschlossene Petrischalen. Je mehr nun die Sporophyllstände austrockneten, desto mehr Sporangien entleerten sich von selbst in Übereinstimmung mit den von Goebel (1901) bei *S. erythropus* gemachten Beobachtungen. Ausgesät wurden die Sporen in Petrischalen mit sterilisiertem Sand.

1. Aussaaten der von Mikrosporen sicher freien Makrosporen.

a) Nach 38 Tagen Öffnung des Exospors. Nach 116 Tagen kann man das noch volikommen frische Makroprothallium innerhalb des Exospors sehen, über die Oberfläche des Prothalliums erheben sich die Deckelzellen der geöffneten Archegonien, zu diesem Zeitpunkt fixierte Prothallien lieferten Längsschnitte, welche beweisen, daß keine Embryoentwicklung stattfand. Bis zum 214. Tag war kein Embryo zu beobachten.

b) Nach 3 Tagen Öffnung des Exospors. Nach 252 Tagen war noch keine parthenogenetische Keimpflanze zu beobachten.

2. Gemeinsame Aussaaten von Makro- und Mikrosporen.

a) Nach 10 Tagen Öffnung des Exospors der meisten Makrosporen. Nach 54 Tagen ist eine große Anzahl von amphimiktischen Keimpflänzchen entstanden, die Längsschnitte von vorher fixierten Makroprothallien zeigen eine ganz normale Embryobildung.

b) Nach 6 Tagen Öffnung des Exospors, nach 142 Tagen Beobachtung der ersten amphimiktischen Keimpflanzen.

Diese Angaben stellen nur einige typische Fälle dar, eine weitere Aufzählung der gleichartigen Kulturen würde nichts Neues bieten.

Aus den Kulturversuchen darf der Schluß gezogen werden, daß die hier unter dem Namen *S. apus* kultivierte Art sich amphimiktisch fortpflanzt.

Da eine parthenogenetische Fortpflanzung bei *S. apus* nicht vorliegt, so sind die Angaben von F. M. Lyon, daß im Makrosporangium eine Befruchtung der Archegonien stattfindet, zutreffend. Auf welche Weise die Befruchtung in den feuchten offenen Sporangien zustande kommt, wird in Abschnitt V geschildert.

Lyon legt besonderes Gewicht auf das Verbleiben der Makrosporen im Sporangium. Sie findet aber doch, daß das Versagen des Schleudermechanismus bei *S. apus* nicht immer zu bemerken ist. Der Bericht Lyons (1901, S. 131) über das Vorhandensein zahlreicher ausgeschleuderter Makrosporen befaßt sich überdies mit den Verhältnissen am natürlichen Standort bei Chikago, und spricht deshalb um so überzeugender dafür, daß die Ausschleuderung der Makrosporen der normale Vorgang bei den wildwachsenden Pflanzen ist. Der Bericht lautet: „Ich hatte vom Erdreich mehrere Hundert abgeworfene Sporen gesammelt, in der Erwartung Befruchtungsstadien darunter zu finden, bevor ich daran dachte, die verwelkten Strobili daraufhin zu prüfen. Fast ohne Ausnahme fand ich in diesen Embryonen, wogegen ich in keinem Fall irgendeinen Beweis für die Befruchtung in den abgeworfenen Sporen gefunden habe."

Diese Feststellung hat Lyon veranlaßt, eine physiologische Abhängigkeit zwischen Makrospore und Makrosporangium anzunehmen. Wenn dies zu Recht bestünde, wäre eine Übereinstimmung mit der Samenbildung der höheren Pflanzen vorhanden. Alle meine Kulturversuche wurden mit einzeln ausgesäten Makrosporen durchgeführt, wobei ich bei Anwesenheit von Mikrosporen regelmäßig Embryonen erhielt. In einem Fall bewahrte ich Mikro- und Makrosporen $8^1/_2$ Monate lufttrocken auf, und obwohl diese lange Zeit zwischen der Entfernung aus dem Sporangium und der Aussaat verstrichen war, entwickelten sich die Embryonen in normaler Weise. Für die Beobachtung Lyons am Standort der Pflanze gibt es genug andere Erklärungsmöglichkeiten, z, B. die Abwesenheit von Mikrosporen oder das Fehlen der zur Befruchtung notwendigen Flüssigkeitsschicht, die in den feuchten Strobili dagegen vorhanden war.

V. Embryoentwicklung innerhalb des Makrosporangiums.

Goebel hat bei *S. anocardia* beobachtet, „daß die Ausschleuderung der Makrosporen an den daraufhin untersuchten Makrosporangien unterblieb". Das Unterbleiben der Ausschleuderung ist zwar keine allgemeine Erscheinung, sondern es werden auch aus vielen Makrosporangien die Sporen abgeworfen. Immerhin muß bei dieser Art eine gewisse Rückbildung des Schleudermechanismus angenommen werden. Die Abschleuderungsfähigkeit der Makrosporangien ist abhängig vom Feuchtigkeitsgehalt der Sporangienwand. Die Kulturen der *S. anocardia* sind in einem Mooskulturhaus untergebracht und werden immer feucht und schattig gehalten. Die Wassertröpfchen bleiben in den Achseln der Sporophylle haften und auf diese Weise können die Sporangien nie trocknen und ihre Makrosporen nicht abschleudern. Ähnlich werden die Verhältnisse an den natürlichen Standorten sein, da *S. anocardia* an schattigen Waldstellen im tropischen Brasilien vorkommt. Das feuchte Sporangium verursacht die Entwicklung der Prothallien, es öffnen sich schließlich die Makrosporenhäute und es werden innerhalb des Sporangiums parthenogenetische Embryonen gebildet. Um nachzuweisen, daß wirklich nur die Feuchtigkeit der Sporangien für diese auffallende Erscheinung verantwortlich zu machen ist, kultivierte ich gleichzeitig Makrosporen, die aus trockenen Sporangien ausgeschleudert und dann auf feuchten Sand ausgesät worden waren, und Makrosporen innerhalb des dauernd feucht gehaltenen Sporangiums. Ungefähr zur gleichen Zeit traten sowohl in den einzeln kultivierten Makrosporen, als auch in der Tetrade im feuchten Sporangium parthenogenetische Embryonen auf, die sich schließlich zu kräftigen Keimpflanzen entwickelten.

Fig. 4. *S. anocardia*, Keimpflänzchen, parthenogenetisch in einem feuchten Sporangium entstanden. Untere Rißstelle = *r*. Zeichnung von W. Schwarz.

Die Fig. 4 stellt ein derartiges parthenogenetisches Keimpflänzchen dar, das aus dem Makrosporangium hervorsproßt. Das Sporangium war schon in der üblichen Weise an den vorgebildeten Linien aufgerissen, bevor sich die Spore öffnete. Das Keimpflänzchen in der

Makrosporentetrade, innerhalb des noch gut erhaltenen Sporangiums bietet zweifellos einen ungewohnten Anblick, aber es ist nicht möglich, den rein äußerlichen Zusammenhang zwischen Spore und Sporangium als Anfang der Samenbildung zu betrachten, wie das Lyon angesichts desselben Vorganges bei *S. apus* und *S. rupestris* tat. *S. apus* pflanzt sich bekanntlich amphimiktisch fort, aber für die Embryobildung im Sporangium ist die Art der Fortpflanzung nicht von Belang. Die Mikrosporen können bei amphimiktischen Arten jederzeit in die unter den Mikrosporangien gelegenen Makrosporangien gelangen und finden dort geeignete Bedingungen zur Entwicklung.

Ein wirklicher Fortschritt zu den Anfängen der Samenbildung müßte entweder mit einem weiteren Unabhängigwerden vom Wasser, mit einem weiteren Schritt zur typischen Landpflanze verbunden oder doch zum mindesten nicht mit einer erhöhten Abhängigkeit vom Wasser erkauft sein; denn bei völliger Trockenheit funktionieren auch die etwas rückgebildeten Ausschleuderungsmechanismen zum größten Teil, das Selaginella-Makrosporangium verliert seinen „Samencharakter" und wird wieder ein echtes Sporangium. In Sporangien, die vom Zeitpunkt der Sporenreife an normal lufttrocken gehalten werden, findet keine Öffnung der Makrosporen, keine Entwicklung des Makroprothalliums und keine Embryobildung statt.

VI. Der Bau der weiblichen Gametophyten und die Fortpflanzungsweise bei einigen anderen Arten unter besonderer Berücksichtigung der Frage nach dem Vorkommen der apomiktischen Fortpflanzung.

1. *Selaginella sanguinolenta* (L.) Spring.

S. sanguinolenta gehört nach Hieronymus der Untergattung *Heterophyllum* an und dort ist sie in die Gruppe der *Pleiomakrosporangiatae* eingereiht; denn in jeder „Blüte" werden zahlreiche Makrosporangien gebildet. Die Pflanzen, deren Sporen ich zu den Kulturversuchen verwendete, stammen aus der Umgebung des Baikalsees, sie sind durch das Vorkommen von isophyllen radiären und anisophyllen dorsiventralen Sprossen bekannt geworden (Goebel 1927).

Ein Längsschnitt durch ein Makroprothallium, dessen Zellkörper die (aus Endospor, Mesospor, Exospor und Resten des Epispors bestehende) Sporenmembran schon gesprengt hat (Fig. 5), läßt den besonders gearteten Bau dieses Prothalliumtyps erkennen. Nahezu der ganze Raum innerhalb der Sporenhäute ist von den scharf abgegrenzten Zellen des Prothalliums erfüllt. Im Gegensatz zu den früher besprochenen

Arten kann auf diesem Stadium kein Unterschied zwischen einem zellulären und einem nichtzelligen vegetativen Prothallium gemacht werden. Reservestoffe sind außerdem nicht in so reichem Maße sichtbar wie etwa bei *S. apus* oder *S. Kraussiana*. Die Zellwände sind kräftig ausgebildet. In den allseits geschlossenen Zellen sind die Kerne (Fig. 5), anders als bei den oben genannten Arten, infolge des Fehlens der Reservestoffe gut erkennbar. Ein Diaphragma ist nicht vorhanden.

Die Zelle, aus der ein Archegonium entsteht, ist besonders groß, ihr Kern ist auch voluminöser und hält den Farbstoff stärker zurück als die Nachbarkerne. Das eingesenkte Archegonium besteht wieder aus den elf bekannten Zellen. Hals- und Bauchkanalzelle sind normal ausgebildet. Die Deckelzellen ragen über die Oberfläche des Prothalliums hinaus. Die Öffnung des Archegoniums geschieht in der üblichen Weise. Die Zahl der in einem Makroprothallium gebildeten Archegonien ist 4 bis 5. Die Rhizoidhöcker sind sehr kräftig ausgebildet.

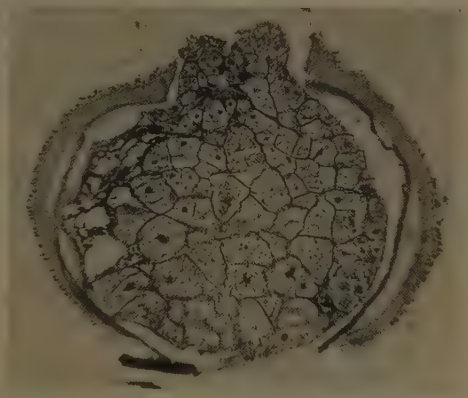


Fig. 5. *S. sanguinolenta*, vollkommen zelliges Makroprothallium. Aufnahme von K. Hörger.

Die *S. sanguinolenta*-Pflänzchen lieferten während vieler Monate fast ununterbrochen Sporophyllstände, in denen sowohl Makro- als auch Mikrosporangien reichlich ausgebildet wurden. Die Sprosse sind kräftig und aufrecht, so daß die Sporophyllstände frei in die Luft ragen und die reifen Makrosporangien leicht austrocknen können. Der Schleudermechanismus der Makrosporangien wirkte deshalb ungehemmt, und die Makrosporen konnten sich nicht in den Sporangien weiter entwickeln.

Es wurden zu den Aussaaten nur Makrosporen verwendet, die aus den Sporangien ausgeschleudert worden waren.

1. Aussaat von Makrosporen, die sicher frei von Mikrosporen waren. Nach 18 Tagen Öffnung des Exospors bei zahlreichen Sporen. Nach 178 Tagen ist kein einziges Keimpflänzchen entstanden.

2. Gemeinsame Aussaat von Makro- und Mikrosporen. a) Öffnung des Exospors bei den meisten Makrosporen nach 18 Tagen. Am 84. Tag wurde das erste Keimpflänzchen beobachtet. b) Nach 90 Tagen konnten zahlreiche amphimiktische Keimpflanzen beobachtet werden.

Diese Kulturversuche beweisen, daß *S. sanguinolenta* sich nicht parthenogenetisch, wie man vermutete, sondern amphimiktisch fort-

pflanzt. Sowohl die Makro-, wie auch die Mikrosporen sind gut entwicklungsfähig, nur ganz wenige Makrosporen öffnen sich nicht.

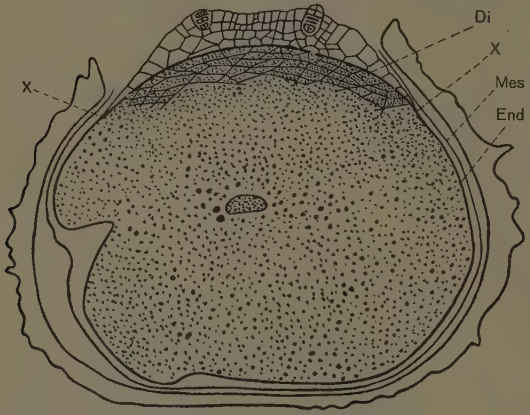


Fig. 6. *S. rotundifolia*, Makroprothallium mit reifen Archegonien. *X* = Grenzlinie zwischen Endospor und Diaphragma, *Di* = Diaphragma, *End* = Endospor, *Mes* = Mesospor.

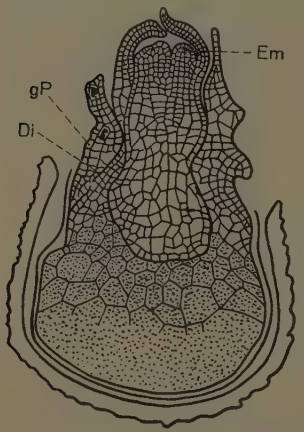


Fig. 7. *S. rotundifolia*, Schnitt durch ein Makroprothallium mit Embryo = *Em*, *gP* = Rest des generativen Prothalliums, *Di* = Diaphragma.

2. *Selaginella rotundifolia* Spring.

1. Aussaat von Makrosporen, die sicher frei von Mikrosporen waren. Nach 19 Tagen Öffnung des Exospors bei vielen Makrosporen. Nach 88 Tagen ist keine Embryobildung zu beobachten.

2. Gemeinsame Aussaat von Makro- und Mikrosporen. a) Nach 12 Tagen Öffnung des Exospors der Makrosporen. Nach 75 Tagen Auftreten von amphimiktischen Keimpflänzchen, Längsschnitte durch die Prothallien lieferten den sicheren Beweis für die amphimiktische Entstehung der Embryonen. b) Nach 34 Tagen Öffnung des Exospors der Makrosporen. Nach 90 Tagen sind zahlreiche amphimiktische Keimpflanzen zu beobachten.

S. rotundifolia pflanzt sich also amphimiktisch fort.

Der Längsschnitt, Fig. 6, durch ein geschlechtsreifes Makroprothallium zeigt, daß der Bau des weiblichen Gametophyten unserer Art völlig mit dem für die *S. Kraussiana* bekannten Typus übereinstimmt. Diese Übereinstimmung trifft hauptsächlich für folgende Eigentümlichkeiten des anatomischen Baues zu: 1. Vorhandensein eines deutlichen Diaphragmas zwischen generativem und vegetativem Prothallium. 2. Starke Reduktion des zellulären vegetativen Prothalliums auf wenige Zellschichten nahe dem Diaphragma. 3. Ein im Sporangium auf dem Sporophyten schon weitgehend vorgekeimtes generatives Prothallium,

das aus kleinen, durch relativ starke Wände abgegrenzten Zellen besteht. Die Archegonien entstehen in dieser Zellschicht in verhältnismäßig großer Zahl.

„Arten der Untergattung *Heterophyllum*, deren Stellung vorläufig nicht zu bestimmen war", so überschreibt Hieronymus die Aufzählung von Arten, in welche er die *S. rotundifolia* einreiht. Er hat keine weiteren Angaben darüber gemacht, ob die Unbestimmbarkeit dieser Art auf dem Fehlen reifer Sporophyllstände beruhte, oder ob lediglich einige Merkmale im Habitus der Pflanze die Einreihung unmöglich machten. Hieronymus hat für sein System neben der Gestalt der

Fig. 8. *S. rotundifolia*, unreifes Makroprothallium in verschlossener Makrospore. *X* = Begrenzungslinie des generativen Prothalliums, *Di* = Diaphragma, *Ex* = Exospor, *Mes* = Mesospor, *End* = Endospor.

Blätter und der Anatomie des Sporophyten (Gefäßbündelstelen) auch die Gestalt oder Farbe der Makro- und Mikrosporen benützt. Der Gebrauch dieser letzten Hilfsmittel für die Systematik legt den Gedanken nahe, für die Einreihung einer Art in das System auch den Bau der weiblichen und männlichen Gametophyten heranzuziehen, insbesondere dann, wenn wie in unserem Falle offenbar die Merkmale am Sporophyten nicht ausreichen.

Um natürlich den Bau des Makroprothalliums allgemein als systematisches Hilfsmittel verwenden zu können, müßte der Makroprothalliumtypus von allen sicher bestimmten Arten bekannt sein, nur dann wäre

es möglich, auch unserer *S. rotundifolia* und wahrscheinlich noch anderen unsicheren Arten den richtigen Platz in dem System von Hieronymus einzuräumen. Man kann deshalb auch nicht erwarten, daß es mit Hilfe des jetzt bekannten Gametophytentypus schon gelingen werde, die systematische Stellung der *S. rotundifolia* bis zur Gruppe zu klären. Hieronymus schreibt jedoch, daß es nicht möglich war, die Stellung von *S. rotundifolia* innerhalb der großen Untergattung *Heterophyllum* zu bestimmen. Diese Unsicherheit kann jetzt als behoben gelten; denn zwischen dem Makroprothallium von *S. rotundifolia* und dem von *S. Kraussiana* besteht gar kein Unterschied im anatomischen Bau, außerdem stimmt auch die Embryobildung beider Arten überein. *S. rotundifolia* und *Kraussiana* dürften einander also systematisch nahe stehen. Auch die Merkmale der Sporophyten bestätigen die Verwandtschaft. Denn die Diagnose, die Hieronymus (S. 704) für die *Oligomakrosporangiatae* gibt, trifft für *S. rotundifolia* vollkommen zu; und wie bei *S. Kraussiana* findet man auch bei *S. rotundifolia* Artikulationen an den Stengeln, damit gehört sie ebenfalls zu den *Articulatae*.

Fig. 9. *S. flexuosa*, vollkommen zelliges Makroprothallium.

3. *Selaginella flexuosa* Spring.

S. flexuosa wird von Hieronymus zur Untergattung *Heterophyllum*, und zwar zu den *Pleiomakrosporangiatae*, Unterreihe *Monostelicae*, gerechnet. Die Heimat ist Südbrasilien.

Die Pflanzen, von denen die Sporen zu den Kulturversuchen stammen, werden in den hiesigen Gewächshäusern seit Jahren kultiviert. Der anatomische Bau des weiblichen Gametophyten dieser Art bietet nichts Neues; kein Diaphragma trennt den generativen vom vegetativen Teil des Prothalliums (Fig. 9). Auffallend ist, daß das Prothallium ungewöhnlich groß wird; manchmal werden sogar die Sporenhäute abgeworfen, was bei den bisherigen Prothallientypen nicht vorkam, auch die Zellen selbst sind größer als bei den anderen Arten. Wie bei *S. sanguinolenta* erfüllt auch hier im Stadium der Geschlechtsreife das zellige Prothallium fast den ganzen Makrosporenraum. Die Entwicklung der Makroprothallien erfolgt hier besonders leicht und rasch, selbst bei

Aussaaten auf sterilisiertem feuchten Filtrierpapier war keine Verzögerung in der Entwicklungszeit zu bemerken.

1. Aussaat von Makrosporen, die sicher von Mikrosporen frei waren. Nach 36 Tagen haben sich die Makroprothallien sehr kräftig entwickelt, zum Teil wurde das Exospor nicht nur weit geöffnet, sondern sogar ganz abgesprengt. Bis zum 198. Tag war kein apomiktischer Embryo zu beobachten.

2. Gemeinsame Aussaat von Makro- und Mikrosporen. Nach 36 Tagen ist das Exospor teils weit geöffnet teils abgesprengt. Nach 119 Tagen kann das erste amphimiktische Keimpflänzchen festgestellt werden.

Sämtliche Kulturversuche zeigen, daß sich *S. flexuosa* amphimiktisch fortpflanzt.

4. *Selaginella pilifera* Al. Br.

Die rein weißen Makrosporen wurden gemeinsam mit den ziegelroten Mikrosporen auf sterilisiertem Sand ausgesät. 14 Tage nach der Aussaat waren die Makroprothallien schon durch Öffnung der Sporenmembranen freigelegt.

Fig. 10. *S. pilifera*, Makroprothallium mit reifem Archegonium.

Fig. 10 zeigt einen Längsschnitt durch einen weiblichen Gametophyten, der 26 Tage nach der Aussaat und etwa 12 Tage nach Öffnung des Exospors fixiert worden ist. Das vegetative Prothallium ist zu einem großen Teil nicht zellulär und dicht mit Reservestoffen angefüllt. Das Prothallium hat relativ große Zellen mit zarten Wänden. Ein echtes Diaphragma ist nicht vorhanden, die Zellen der generativen Region sind nur kleiner als die übrigen. Am Prothalliumscheitel werden wenige Archegonien gebildet, im untersuchten Fall waren es nur zwei. Hals, Halskanalzelle und Bauchkanalzelle werden normal ausgebildet. Bei Hieronymus ist *S. pilifera* innerhalb der Untergattung *Heterophyllum* unter den *Pleiomakrosporangiaten*, Gruppe der *S. lepidophylla*, aufgeführt. Die natürlichen Standorte befinden sich in Texas und Mexiko.

VII. Das Diaphragma im Makroprothallium des *Kraussiana*-Typus.

Bei manchen *Selaginella*-Arten ist das kleinzellige generative Prothallium vom großzelligen und teilweise nichtzelligen vegetativen Prothallium durch eine ziemlich dicke, grob getüpfelte Membran, das „Diaphragma", getrennt. Dieses Diaphragma hat schon bei den ersten Untersuchungen über die Fortpflanzungsweise der Gattung *Selaginella* Beachtung gefunden (Mettenius 1850, Hofmeister 1851). Campbell (1895) beschreibt das Diaphragma bei *S. Kraussiana*, und er erklärt hier und später (1902, 1918), daß das Diaphragma eine Verdickung der Wände der untersten Zellschicht des generativen Prothalliums sei. Bruchmann (1909, S. 15, Fig. 4) läßt das Diaphragma mit der keilförmigen Begrenzung des generativen Prothalliums unvermittelt abbrechen. Dadurch erscheint das Diaphragma als ein selbständiges Gebilde und das Endospor fehlt; denn das, was Bruchmann in seiner Zeichnung nach unten über das Diaphragma hinausführt und als Endospor bezeichnet, nennen wir mit Fitting Mesospor (vgl. unten).

Der Längsschnitt durch eine geöffnete Makrospore (Fig. 6) läßt erkennen, daß das Diaphragma die unmittelbare Fortsetzung der innersten Sporenhaut ist, die den ganzen vegetativen Teil des Makroprothalliumraumes einhüllt, des Endospors nach Fitting. Jüngere Entwicklungszustände habe ich nicht zu sehen bekommen. Aber wenn man die Zeichnung Campbells (1918, S. 515, Fig. 297 B), in der das dicke Diaphragma noch fehlt, mit meinen Präparaten zusammenhält, wird es wahrscheinlich, daß die Verdickung der innersten Zellwände des generativen Prothalliums gleichzeitig mit der starken Ausbildung des Endospors erfolgt. So kommt es, daß die Zellulosemembran, die den unteren Sporenraum als Endospor auskleidet, weiterhin das Prothallium als Diaphragma zu durchschneiden scheint.

VIII. Vergleichende Betrachtung über den Bau der weiblichen Gametophyten.

Es ist beachtenswert, daß in der Ausbildung des Prothalliumzellkörpers natürliche Unterschiede zwischen den einzelnen Arten bestehen. Diese Unterschiede bestehen sowohl in der Intensität des Prothalliumwachstums, als auch in der Form, Größe und Zahl der Zellen des Gametophyten. Die Abänderungen beruhen mit Ausnahme des *Kraussiana*-Typus auf einer Reduktion des zelligen Prothalliums und einer Vermehrung der Reservestoffe. Zu diesem Vergleich wurde ungefähr das Stadium gewählt, welches sich zum Zeitpunkt der Öffnung des Exospors darbietet und das auch meist mit der Fertigstellung der Archegonien zusammenfällt. Es sollen hier die bisher gefundenen vier Haupttypen von weiblichen Gametophyten nach ihren mutmaß-

lichen Entwicklungsstufen geordnet untereinander verglichen werden. Eine endgültige Aufstellung einer Entwicklungsreihe wäre aber natürlich erst möglich, wenn feststünde, ob die Zahl der Gametophytentypen bei den mehr als 500 Arten mit den bisher gefundenen Ausbildungsformen schon erschöpft ist.

1. Das Prothallium der *S. flexuosa* weist zwar auch bei fortgeschrittenen Stadien einen kleinen, nichtzelligen Reservestoffraum im vegetativen Teil auf. Ein Merkmal, welches den relativ primitiven Charakter dieser Art kennzeichnet, ist aber die starke Wüchsigkeit des Prothalliums. Häufig befindet sich dieses ganz vom Exospor befreit auf dem Substrat. Von hier ist der Schritt zu einem selbständig auf irgendeinem Nährsubstrat wachsenden Prothallium nicht mehr groß, man darf diesen Typus wohl an den Anfang der Entwicklungsreihe stellen.

2. *S. sanguinolenta* darf ebenfalls als ursprünglicher Typus betrachtet werden; denn ihr Prothallium ist vollkommen zellig. Das Prothallium verläßt jedoch die Sporenmembranen nicht.

3. *S. apus* und viele andere Arten haben einen Gametophyten, der deutlich in einen zellulären Teil und einen nicht zellulären zerfällt, wobei der letztere dicht mit Nährstoffen angefüllt ist. Eine besondere morphologische Trennung zwischen zellulärem und nichtzellulärem Prothallium besteht aber nicht, die Zellen sind im Gegenteil häufig gegen den Reservestoffraum offen. — Das Makroprothallium der parthenogenetischen *S. anocardia* gleicht im Bau jenem von *S. apus*.

4. Der *Kraussiana*-Typus stellt die interessanteste Reduktionsform unter den betrachteten Prothallien dar. Hier ist das stark reduzierte zelluläre Prothallium auf eine dünne Kugelhaube beschränkt und durch ein Diaphragma vom ursprünglich vollkommen ungegliederten, vegetativen Prothallium getrennt. Erst relativ spät bildet sich auch im vegetativen Prothallium ein zartes Zellnetz, der größte Raumanteil bleibt aber bis zur Embryobildung frei von Zellen, er enthält nur Nährstoffe. Die Reduktion des Gametophyten erstreckt sich hier nur auf seinen vegetativen Teil, während der generative sogar besonders gut ausgebildete Zellen aufweist. Die Zahl der in den Prothallien des *Kraussiana*-Typus entstehenden Archegonien ist größer als diejenige in Prothallien ohne die besondere Differenzierung in eine vegetative und eine generative Region, und das macht die Makroprothallien des *Kraussiana*-Typus zur amphimiktischen Fortpflanzung besonders geeignet.

IX. Übersicht über die erwähnten Arten.

Bei jeder Art ist die Nummer erwähnt, unter welcher man sie bei Hieronymus 1900 findet.

Selaginella anocardia Al. Braun (*S. Cunninghami* Baker) ..... Nr. 261.
S. apus Spring e. p. (*synonym Lycopodium apodum* L.) ..... Nr. 257.
S. flexuosa Spring ..... Nr. 194.
S. Kraussiana (Kunze) Al. Braun (*S. hortensis* Metten.) ..... Nr. 420.
S. Martensii Spring var. *flaccida* Al. Braun (über 70 Jahre in Kultur) Nr. 217.
S. pilifera Al. Braun ..... Nr. 59.
S. rotundifolia Spring, systematische Stellung durch Hieronymus noch nicht geklärt.
S. rubricaulis Al. Braun (seit über 70 Jahren in Gewächshauskultur) . Nr. 300.
S. rupestris (L. part.) Underwood ..... Nr. 19.
S. sanguinolenta (L.) Spring ..... Nr. 43.
S. selaginoides (L.) Link (*S. spinulosa* Al. Braun non Spring) ..... Nr. 1.

X. Zusammenfassung.

Die Makroprothallien, die innerhalb der geschlossenen Sporenhaut sich entwickelt haben, können (z. B. bei *S. rotundifolia*) eine Ruhezeit von 314 Tagen bei lufttrockener Aufbewahrung überdauern, ohne in ihrer Entwicklungsfähigkeit geschädigt zu werden.

Die durch Goebel zuerst festgestellte Apomixis bei *S. anocardia* wurde als echte Parthenogenesis erkannt.

S. apus pflanzt sich entgegen früheren Vermutungen amphimiktisch fort.

Unterbleibt bei *S. rupestris*, *S. apus* und *S. anocardia* die Ausschleuderung der Makrosporen, so können bei Anwesenheit von Wasser im Makrosporangium schon dort Embryonen entstehen. Es ist dabei unwesentlich, ob sich die betreffende Art amphimiktisch oder parthenogenetisch fortpflanzt. Die Befruchtung und die Embryobildung ist wenigstens bei *S. apus* nicht abhängig von einem ernährungsphysiologischen oder auch nur losen Zusammenhang mit dem Sporangium und dem Muttersporophyten.

S. sanguinolenta besitzt einen Gametophyten, der nur aus scharf abgegrenzten Zellen besteht, ein Diaphragma ist nicht vorhanden. Die Fortpflanzung erfolgt amphimiktisch.

S. rotundifolia pflanzt sich amphimiktisch fort. Der weibliche Gametophyt entspricht dem *Kraussiana*-Typus; daraus darf man wohl schließen, daß *S. rotundifolia*, deren systematische Stellung bisher unbekannt war, der *S. Kraussiana* auch systematisch nahesteht.

S. flexuosa pflanzt sich amphimiktisch fort. Das Makroprothallium zeichnet sich gegenüber den Prothallien anderer Arten durch außergewöhnliche Wüchsigkeit aus.

S. pilifera. Der weibliche Gametophyt stimmt mit jenem von *S. apus* überein. Die Mikrosporen werden meist im Tetradenverband abgeschleudert.

Im Bau der Makroprothallien lassen sich verschiedene Typen unterscheiden, die nach ihrer Entwicklungsstufe geordnet werden können, wobei die Typen von *S. flexuosa* und *S. sanguinolenta* als ursprünglich, die von *S. apus* und *S. Kraussiana* als abgeleitet gelten dürfen.

Literaturverzeichnis.

Baker, F. G., The handbook of the Fern-Allies. London 1887.

Bruchmann, H., Untersuchungen über *Selaginella spinulosa.* Gotha 1897.

— — Vom Prothallium der großen Spore und der Keimesentwicklung einiger *Selaginella*-Arten. Flora **99**, 12 (1909).

— — Zur Embryologie der *Selaginellaceen.* Flora **104,** 180, (1912).

Campbell, D. H., The structure and development of Mosses and Ferns (*Archegoniatae*). London 1895. 3. Auflage 1918.

— — Studies in the gametophyte of *Selaginella.* Annals of Botany **16,** 419 (1902).

Ernst, A., Bastardierung als Ursache der Apogamie im Pflanzenreich. Jena 1918.

Fitting, H., Bau und Entwicklungsgeschichte der Makrosporen von *Isoëtes* und *Selaginella* und ihre Bedeutung für die Kenntnis des Wachstums pflanzlicher Zellmembranen. Bot. Zeitung **58,** 107 (1900).

Goebel, K., Archegoniatenstudien. IX. Sporangien, Sporenverbreitung und Blütenbildung bei *Selaginella.* 1. Sporangien und Sporenverbreitung. Flora **88,** 207 (1901).

— — Über sexuellen Dimorphismus bei Pflanzen. Biol. Zbl. **30,** 677 (1910).

— — *Selaginella anocardia* eine weitere apogame Art. Flora **108,** 324 (1915).

— — (Mit K. Suessenguth) Archegoniatenstudien. *Selaginella sanguinolenta* und die Symmetrieverhältnisse der Gattung *Selaginella.* Flora **122,** 393 (1927).

— — Organographie der Pflanzen, Zweiter Teil, 3. Auflage. Jena 1929.

Graustein, J. E., Evidences of hybridism in *Selaginella.* Bot. Gazette **90,** 46 (1930).

Hieronymus, G. u. Sadebeck, R., „*Selaginellaceae*" in Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien, I. Teil. Berlin 1900.

Hofmeister, W., Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung höherer Kryptogamen. Leipzig 1851.

Lotsy, J. P., Vorträge über botan. Stammesgeschichte. 2. Bd. Jena 1909.

Lyon, F. M., A study on the sporangia and gametophytes of *Selaginella apus* and *S. rupestris.* Bot. Gaz. **32,** 124 (1901).

— — The evolution of the sex organs of plants. Bot. Gaz. **37,** 280 (1904).

Mettenius, G., Beiträge zur Botanik. Heft 1. Heidelberg 1850.

Steinbrinck, C., Über den Schleudermechanismus der *Selaginella*-Sporangien. Ber. d. D. Bot. Ges. 1902, 117.

— — Über Schrumpfungs- und Kohäsionsmechanismen von Pflanzen. Biol. Zbl. **26,** 737 (1906).

Strasburger, E., Apogamie bei *Marsilia.* Flora **97,** 123 (1907).

— — Zeitpunkt der Bestimmung des Geschlechts, Apogamie, Parthenogenesis. Jena 1909.

Winkler, H., Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreiche. Progressus Rei Botanicae **2,** 293 (1908).

— — Verbreitung und Ursache der Parthenogenesis. Jena 1920.

— — Fortpflanzung der Gewächse: Apomixis. Handwörterbuch der Naturwiss., 2. Aufl., **4,** 451, Jena 1934.

Genetische Untersuchungen an Pulsatilla I—III.

Von **Walter Zimmermann** (Tübingen).

Mit 16 Abbildungen im Text.

Unter diesem Titel sollen fortlaufend Ergebnisse phylogenetischer und ontogenetischer Untersuchungen an „Pulsatillen" (d. h. am Formenkreis von *Anemone*, subgenus *Pulsatilla* = *Anemone*, Sectio *Campanaria*) veröffentlicht werden[1]).

Die bekanntesten Vertreter dieses Formenkreises sind in Deutschland:

Anemone Pulsatilla L. = *Pulsatilla vulgaris* Miller, mit vielen Formen, u. a. den in diesen Untersuchungen verwendeten 3 Unterarten:

ssp. *grandis* (Wender) Zamels ... südöstl. Deutschland und pannonischer Bezirk;

ssp. *germanica* (Blocki) Zamels ... Deutschland, Belgien, Schweiz; nahverwandte Formen auch in den anderen europäischen Ländern, z. B.

ssp. *serotina* (Coste) ... Frankreich;

ssp. *hispanica* (Gandog.) Zimmermann ... Spanien;

ferner

Anemone (*Pulsatilla*) *pratensis* L. und

Anemone (*Pulsatilla*) *patens* L.

Das Gesamtziel unserer Untersuchungen ist, an einer eng umschriebenen Pflanzengruppe diejenigen Probleme des Gestaltwandels, die meist als „Entwicklung", als „Entstehung" der „Rassen", „Arten" und anderer „Sippen", als „Embryonalentwicklung", als „Vererbung" usw. oder genauer als „Phylogenie" und „Ontogenie" bezeichnet werden, eingehender zu behandeln. Nur an einer eng umschriebenen Pflanzengruppe wird man gerade das Ineinandergreifen der verschiedenen genetischen Prozesse erfolgreich klären können.

Wenn hier besonderer Nachdruck auf das Ineinandergreifen der verschiedenen Prozesse gelegt wird, hat das zunächst einen tak-

---

1) Zwei hierher gehörige Untersuchungen sind schon anderwärts veröffentlicht (Zimmermann 1932b „I. *Anemone Pulsatilla*" und Zimmermann 1932a: „II. *Anemone Bogenhardiana*").

Der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, die meine Untersuchungen an *Anemone Pulsatilla* laufend unterstützt hat, möchte ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

tischen Hintergrund. Erfahrungsgemäß vermögen ja „Flankenangriffe" aus Nachbardisziplinen heraus eine wissenschaftlich in Erstarrung begriffene Erkenntnisfront aufzulockern — man denke an die große Bedeutung, die heute die zytologische Analyse und die Entwicklungsphysiologie für die Vererbung, oder an die Bedeutung, die die Entwicklungsphysiologie für die Reizphysiologie gewonnen hat!

Man wird aber auf das Ineinandergreifen der phylogenetischen und der ontogenetischen Prozesse auch infolge einer mehr ganzheitlichen Zielsetzung heraus achten müssen. Nur wenn wir versuchen, die gesamten genetischen Fragen des Gestaltwerdens in ihrem Zusammenhang zu erkennen, werden wir die unleugbare derzeitige Krise der morphologischen Wissenschaften überwinden. So, wie das letzte Jahrzehnt die Wissenschaft von der Erbübertragung (den „Mendelismus") mit der ontogenetischen Entwicklungsphysiologie zusammengeführt hat, so gilt es, auch eine Brücke von diesen beiden ontogenetischen Disziplinen zur Phylogenetik zu schlagen.

Um das richtig zu verstehen, müssen wir uns klar sein, was sich als Gestaltwandel eigentlich in der Natur abspielt, und was wir „Phylogenie" und „Ontogenie" nennen.

Wir müssen uns vor allem klar vor Augen halten, daß die sog. „phylogenetischen" und auch die sog. „ontogenetischen" Prozesse willkürlich von uns Menschen herausgesuchte Stücke der Gesamtentwicklung sind, Stücke, die erst zusammen sich zum wirklichen Wandlungsvorgang der Natur ergänzen, den wir „Hologenie" nennen wollen. Das, was sich „in Wirklichkeit" in der Natur abspielt, das ist ja nicht „die Phylogenie" und auch nicht „die Ontogenie", sondern eine beide umfassende kontinuierliche „hologenetische" Wandlung.

Da seit Haeckels Sprachschöpfung wir alle — ob wir Haeckels Gedankengängen folgen oder nicht — im Banne seiner Begriffe „Phylogenie" und „Ontogenie" stehen, ist es notwendig, diesen Wirklichkeitszusammenhang, die „Hologenie" und sein Verhältnis zu den Haeckelschen Begriffsbildungen Ontogenie und Phylogenie, möglichst plastisch vor Augen zu stellen.

Hologenie.

Wir können ausgehen von irgendeiner Keimzelle irgendeines in ferner Vergangenheit lebenden Ahns[1]). Diese Keimzelle teilt sich (etwa nach Verschmelzung mit einer anderen); sie wächst zu einem neuen

1) Wer ein konkretes Beispiel wünscht, mag an einen Ahn unter den Ur-Landpflanzen von psilophytenartigem Habitus im O.-Silur oder U.-Devon denken.

Individuum heran, das wieder ganz ähnlich gestaltete Keimzellen erzeugt. Und diese neuen Keimzellen haben ein ganz ähnliches Schicksal wie die zuerst genannten Keimzellen; sie führen (ohne irgendeinen scharfen Einschnitt, ohne Unterbrechung) zur kontinuierlichen Gestalten- und Individuenkette, die wir in ihren Nachkommen heute noch unmittelbar beobachten, und bei denen sich ebenso wie in der Vergangenheit die Wandlung von Keimzellen über erwachsene Individuen zu Keimzellen usf. vollzieht. Diesen ganzen — wie nochmals betont sei — **lückenlosen** Wandlungsprozeß nennen wir „Hologenie".

Ontogenie.

Die einzelnen Kreisläufe von einer Keimzelle zur nächsten entsprechenden Keimzelle, die sich im allgemeinen innerhalb einer vom Menschen erlebbaren Zeitspanne abspielen, nennt man „Ontogenie"[1]).

Phylogenie.

Wenn man aber die „ontogenetischen" Kreisläufe bei Ahnen und Nachkommen (die etwa einige Millionen Jahre auseinanderliegen) vergleicht, oder wenn man — was technisch leichter ist — Organe und Merkmale ontogenetisch gleichalter Ahnen und Nachkommen vergleicht, so bemerkt man Unterschiede, wie man sie im allgemeinen zwischen Eltern und Kindern nicht beobachtet. Im Verlaufe der „hologenetischen" Wandlungskette hat sich das gewandelt, was wir das Erbgut oder genauer den „Genotypus" nennen. Die Nachkommen gehören zu anderen „Arten" als ihre Ahnen. Und diesen Wandel des Genotypus, der sich beim Vergleich der Gestalten auf „ontogenetisch" gleicher Altersstufe ergibt, nennen wir „Phylogenie".

D. h. der wirkliche Prozeß, die „hologenetische" Wandlungskette, die sich über Jahrmillionen hinzieht, ist natürlich viel zu groß, als daß wir ihn als Ganzes unmittelbar wissenschaftlich bearbeiten könnten. Wir müssen ihn aus wissenschaftstechnischen Gründen zergliedern, und wählen dazu aus traditionellen Gründen die Glieder, die man „Ontogenie" und „Phylogenie" genannt hat.

Welche einzelnen Glieder man von Fall zu Fall auswählt, das wird natürlich durch die spezielle Aufgabe bedingt. Wenn man z. B. über die Entstehung erblicher Abänderungen und die beteiligten Faktoren, also über die phylogenetische „Ursachenfrage", etwas aussagen will, muß man wie im Vererbungsexperiment möglichst un-

1) Die Begriffe „Ontogenie" und „Phylogenie" werden allerdings gleichfalls — was hier nicht erörtert sei — in vielfachen Schattierungen verwendet. Es genügt für unsere Zwecke die oben verwendete Begriffsabgrenzung.

mittelbar diesen Wandlungsprozeß ins Auge fassen. Man muß also etwa die Keimzelle, in der sich die Wandlung vollzieht, und an der die wirksamen Faktoren angreifen, untersuchen. Jede Betrachtungsweise der Phylogenetik, die nicht basiert auf der Analyse phylogenetischer Einzelschritte, der Erbänderungen zwischen Eltern und Kind, der „Mutationen" s. l., ist Dilettantismus, der hoffentlich auch in der Phylogenetik bald einer vergangenen Zeit angehört.

Gegenüber dieser „mikrognostischen" Betrachtungsweise einzelner Handlungsschritte muß man wiederum in anderen Fällen, gewissermaßen wie der Zeitraffer einer Filmaufnahme, „makrognostisch" eine Reihe „ontogenetisch" einander entsprechender Glieder herausgreifen und sie als „phylogenetische" Wandlungsreihe zusammenfassen.

Diese Zergliederung des „hologenetischen" Prozesses in der wissenschaftlichen Analyse ist unbedingt notwendig. Es hat noch niemand einen anderen praktisch gangbaren Weg, auf dem die Naturwissenschaft fortschreiten kann, gezeigt, als den Weg solcher exakter Kleinarbeit. Das muß dem heute zum Schlagwort gewordenen Vorwurf, die Naturwissenschaft arbeite mit einer „atomisierenden" oder „summativen" Betrachtungsweise, sie müsse sich mehr „ganzheitlich" einstellen, mit aller Schärfe entgegengehalten werden[1]).

Einen berechtigten Kern würden diese Vorwürfe allerdings dann enthalten, wenn wir in solcher Detailarbeit stecken bleiben wollten. Wenn wir etwa vergessen wollten, daß zwischen den einzelnen Gliedern der „makrognostisch" betrachteten phylogenetischen Wandlungsreihe zahlreiche „ontogenetische" Kreisläufe liegen, die sich über Jahrtausende oder Jahrmillionen erstrecken. Wenn wir vergessen wollten, daß die einzelne „mikrognostisch" herausgegriffene „Mutation" als Glied in der „phylogenetischen" Vergangenheit wurzelt. Kurz, wenn wir als Endziel unserer Arbeit die Erkenntnis des „hologenetischen" Wirklichkeitszusammenhanges außer acht lassen wollten, oder unsere Betrachtungen auf Spezialfragen dieses Zusammenhanges, wie das „Biogenetische Grundgesetz", beschränken wollten.

Machen wir uns aber klar, was der wirkliche Prozeß ist (die Hologenie), und was begriffliche Stücke sind (Ontogenie und Phylogenie), dann müssen auch die grotesken Mißverständnisse von der Tagesordnung verschwinden, die heute noch zwischen den Erforschern verschiedenartiger Stücke desselben Prozesses (etwa zwischen Vererbungsforschern und Paläontologen) herrschen[2]).

Methodisch gliedert sich unser Versuch, die Begriffsgrenzen der Phylogenie und Ontogenie zu überschreiten, ein in das grundsätzliche Streben aller modernen Geistesströmungen nach einer intensiveren Wirklichkeitserfassung, in den Kampf gegen den Begriffsrealismus. Naturforschung ist nicht Begriffsforschung. Die „Natur"forschung darf sich nicht in Begriffsfesseln legen lassen dadurch, daß sie ihren Blick einengt auf Wandlungsglieder, die aus historisch-zufälligen oder wissenschaftstechnischen Gründen herausgeschnitten sind. Solange sie die begrifflich herausgehobenen Glieder: „Ontogenie", „Phylogenie", „Art" usw. verwechselt mit Natureinheiten, solange sie die von uns Menschen geformten Begriffe: „Kraft", „Ur-

1) Die Hauptstreiter gegen die „atomisierende" Naturwissenschaft (bzw. Morphologie) haben übrigens diesen inneren Zusammenhang der ontogenetischen und phylogenetischen Prozesse bisher m. W. gar nicht erkannt.

2) Vgl. Zimmermann 1934b.

sache", usw. verwechselt mit Naturgegebenheiten, solange verharrt sie noch im Begriffsrealismus. Denn wesentlich für diesen außerhalb der Morphologie fast allgemein überwundenen Begriffsrealismus ist es ja, daß er Begriffskonstruktionen als Naturdinge behandelt. Gerade die morphologischen und zahlreiche der nachfolgend angeschnittenen Probleme zeigen aber besonders deutlich, wie verhängnisvoll diese durch den Einfluß Hegels mindestens geförderte „begriffsrealistische" Behandlungsart der „allgemein"-biologischen Fragen wirkt — man denke an den Vitalismus-Mechanismus-Streit oder an die üblichen „phylogenetischen" „Art"-Debatten.

Die technische Grundlage für eine solche Wirklichkeitserfassung ist eine genaue Überprüfung, wieweit unsere Aussagen inhaltlich durch unsere Begriffe, und wieweit sie durch die Naturgegebenheiten bestimmt sind. Nur so erhalten die Begriffe ihre wirkliche Bedeutung für den Naturwissenschaftler als technische Werkzeuge, und nur so führen wir auch in den morphologischen Wissenschaften den (dem Naturwissenschaftler aus seinen Einzelarbeiten geläufigen) Grundsatz der „Objektivität" durch, d. h. den Grundsatz des unbedingten Strebens, die Aussagen inhaltlich nur vom Objekt (den Pflanzen usw.) abhängen zu lassen[1]).

Die Beschränkung auf eine eng umschriebene Pflanzengruppe, wie die Pulsatillen, war notwendig, um der Hauptgefahr aller „ganzheitlicher" Betrachtungsweise, sich in verschwommene Allgemeinheiten zu verlieren, tunlichst zu entgehen. Nur so kann heute bei voller Blickwahrung auch auf allgemeinere Probleme — z. B. in den folgenden Untersuchungen auf die genetische Morphologie und die Zusammenhänge der Angiospermenblüten — die nötige eingehende Einzelanalyse durchgeführt werden.

Unter vielen in Erwägung gezogenen Pflanzen fiel die Wahl gerade auf die „Küchenschellen" (Pulsatillen) vor allem aus folgenden sechs[2]) Gründen:

1. *Anemone Pulsatilla* und ihre zahlreichen verwandten Sippen sind so ausgeprägte Wildpflanzen, daß bei ihnen der oft erhobene Einwand, genetische Ergebnisse an „domestizierten" Organismen, Unkräutern, Parasiten usw. seien für die Phylogenetik nicht allgemein verwertbar, bestimmt nicht stichhaltig ist.

2. Die Pulsatillen teilen den Vorzug vieler *Ranales*, in der Sproß-, Blüten, Blatt- usw. -Gestaltung zahlreiche primitive Merkmale und insbesondere eine sehr plastische Ausbildung zu vereinigen. Es ist aus diesem Grunde kein Zufall, daß Pulsatillen schon wiederholt seit ihrer Monographie durch Helwing (1719) als Beispiel für morphologische Fragen erörtert worden sind.

---

1) Daß wir gerade in der Morphologie schärfstens trennen müssen: Sachfragen einerseits sowie Begriff- und Nomenklaturfragen anderseits, habe ich ja schon mehrfach betont („Objekt-Subjekt-Scheidung" vgl. z. B. Zimmermann 1930a, S. VIff., 1931a, S. 962, 1933a, S. 499 und 1934c).

2) Spezielle Vorzüge für Einzelfragen sind bei den betreffenden Untersuchungen aufgeführt (vgl. unten S. 181 u. 198).

3. Die Pulsatillen besitzen in Mitteleuropa eine besonders große Zahl gut charakterisierter Kleinarten, sowie überhaupt auf der ganzen nördlichen Halbkugel eine große Menge von Sippen in einer systematisch außerordentlich starken und mannigfaltigen Abstufung.

Bei so ausgesprochenen Wärmepflanzen wie *Anemone Pulsatilla*, *patens* usw. kann man mit Sicherheit sagen, daß diese „Kleinarten" bzw. „Rassen" vor allem im mitteleuropäischen Gebiete erst nach der Eiszeit (also seit rund 20000 Jahren) oder sogar in der Hauptsache erst seit dem Beginn der Wärmeperiode des Mesolithikums (also wohl etwa seit 6—8000 Jahren) ihre heutige regional charakterisierte Gliederung erreicht haben. Es spiegeln sich also in den Kleinarten Geschichte und Wanderung der geologisch allerjüngsten Vergangenheit wieder. Wir sind hier noch Zeuge phylogenetischer Wandlungen und großer pflanzengeographischer Wanderungen.

4. Die großen Blüten zeigen manche Vorzüge für Erblichkeitsuntersuchungen, z. B. für die technische Durchführung der künstlichen Bestäubung. Selbst- und Fremdbestäubung sind leicht durchführbar und trotz der an sich möglichen Selbstbestäubung ergaben gewisse Hemmungserscheinungen einen wertvollen Anschluß an die Sterilitätsprobleme. Vorteilhaft ist ferner die ausgeprägte Protogynie. Kastrierung und Abschluß der Blüten in Papiertüten oder Gazesäckchen wird ziemlich gut ertragen.

5. Als mehrjährige Pflanze erlauben die Pulsatillen auch, verschiedene Generationen unmittelbar miteinander zu vergleichen, Stecklinge von einer Pflanze zu machen u. dgl.

6. Mitentscheidend waren schließlich angewandt-botanische Gründe. Die Pulsatillen sind einerseits Arzneipflanzen, und ihre Formen unterscheiden sich im Gehalt wirksamer Stoffe. So lieferten die genetischen Kulturen Material für Züchtungsversuche zur Steigerung des Gehaltes der wirksamen Inhaltsstoffe. Außerdem sind diese Frühjahrsblüher namentlich in ihren großblumigen Formen beliebte Zierpflanzen für Steinbeete usw. Es gelang bereits, eine Reihe neuer „Sorten" zu züchten.

Die großen Vorzüge der Pulsatillen mußten allerdings auch mit einigen Nachteilen erkauft werden. Wildpflanzen sind ja meist schwieriger zu kultivieren als Kulturgewächse, Unkräuter usw. Wie schwierig eine Neuansiedlung ist, verrät schon das natürliche Vorkommen; Pulsatillen sind fast durchweg auf Standorte beschränkt, die vom Menschen seit langem nicht stark beeinflußt sind. Selten — und nur in unmittelbarer Nachbarschaft großer natürlicher Bestände — kann man Neu-Ansiedlungen etwa auf Schutthalden von Steinbrüchen u. dgl. beobachten. Jeder, der in seinem Garten einmal den Versuch gemacht hat, weiß wie schwierig Verpflanzen und Kultur

namentlich älterer Küchenschellen ist; aber auch das Heranziehen von Sämlingen erfordert sorgfältige Pflege.

Auch die lange Entwicklungszeit einer Pflanze bis zur Blühreife ist natürlich für genetische Untersuchungen störend. Bei normalem Entwicklungsgang fruchten Sämlinge wohl nicht vor dem dritten Jahre. Durch besonders sorgfältige Kultur, Vortreiben in Gewächshäusern usw. kann man allerdings den Entwicklungszyklus nahezu auf ein Jahr abkürzen. Sämlinge aus einer im Frühjahr erzeugten Kombination blühen also bereits wieder im darauffolgenden Frühsommer oder mindestens im Herbst des darauffolgenden Jahres. Immerhin mußte ich bei den praktisch verfügbaren Raumverhältnissen und Arbeitskräften normalerweise damit rechnen, daß von einer Bestäubung bis zu fruchtenden F_2-Pflanzen 4—5 Jahre vergingen. Denn gerade die durch Selbstung erzeugten Pflanzen waren besonders langsam wüchsig, worauf wir unten (S. 170) noch näher eingehen. So bedeutete schon die Gewinnung reiner Linien eine vieljährige Vorarbeit. Bereits die große Zahl der Staubblätter verzögert, wie bei den meisten *Ranales*, die Kastrierung; wenn auch dieses Verzögerungsmoment im Vergleich zu den übrigen Hemmnissen relativ geringfügig ist.

Wie wohl bei allen Massenkulturen hat der Genetiker auch bei Pulsatillen mit Schädlingen zu kämpfen, die seinen Pflanzen mehr als in der Natur zusetzen. Unangenehm erwies sich hier vor allem ein Rostpilz (*Coleosporium Pulsatillae* Lév.) und eine Erdnematode (*Diplogaster* sp.). Der Rostpilz (der die Pflanze erst in der zweiten Sommerhälfte und im Herbst nennenswert angreift) läßt sich vor allem durch Kultur abseits von Kiefern hintanhalten, da er als ein *Peridermium* auf Kiefern wirtswechselt. Am meisten Ausfälle hatte ich durch die Erdnematode, da bei starkem Befall hier Wurzeln und Wurzelstöcke verfaulen. In gut gelockertem Boden waren die Schädigungen erheblich geringer als in weniger gepflegtem, verfestigtem Lehmboden[1]).

Über die einzelnen Methoden wird in den folgenden Untersuchungen unmittelbar berichtet. Selbstverständlich handelt es sich für mich auch in diesen Untersuchungen in erster Linie darum, die Sachfragen zu erklären, d. h. wir wollen zunächst einmal den Ablauf der Wandlungsprozesse nacherzählen, und unsere Aussagen von den Fragen der Begriffsabgrenzung und der Nomenklatur inhaltlich unabhängig formulieren.

Die drei nachfolgenden Untersuchungen sind innerlich durch das Problem der Blüten- und Blütenstandsgenetik verknüpft.

Die I. Untersuchung bringt die blütenbiologische Grundlage, insbesondere soweit sie sich auf Fremdbestäubung und Selbststerilität bezieht.

Die II. Untersuchung schafft für die Blütenmorphologie von *Anemone Pulsatilla* den allgemeinen phylogenetischen Rahmen.

Die III. Untersuchung befaßt sich vor allem mit Blütenstands- und Blütenanomalien von *Anemone Pulsatilla*.

Um den Zusammenhang der drei Untersuchungen zu skizzieren, sei hier schon ein Hauptresultat vorweggenommen: Es galt den Gegensatz zu überbrücken, der zwischen der kausal-ontogenetischen Beurteilung der Anomalien durch Schleiden-Sachs-Goebel und der historisch-

1) Die Frage, ob die Nematoden Pulsatillen primär schädigen, muß ich allerdings offenlassen.

phylogenetischen Beurteilung durch Čelakovský-Stenzel-Worsdell besteht.

Die Anomalien bei *Anemone Pulsatilla* traten vor allem auf als Hemmungsbildungen im Gefolge der ökologisch anomalen Selbstbestäubung oder bei Kreuzung allzu entfernter Rassen, und zwar namentlich bei Herbstblüten. Andererseits erwiesen sich diese Hemmungsbildungen als Entdifferenzierungen einzelner im Laufe der Phylogenie erworbener Merkmale.

Der pathologische Charakter solcher Anomalien kommt dadurch zustande, daß einzelne — durch bestimmte selbständige Gene charakterisierte — Merkmale sich unabhängig von der übrigen Masse der Erbmerkmale verändern. Sie sind somit ein Zeugnis für die unabhängige Gestaltung der Merkmale in der Phylogenie. Und manche der in der III. Untersuchung dargelegten Ergebnisse wirken wieder als Beweis zurück auf die phylogenetischen Darlegungen der II. Untersuchung.

Die Konzentrierung der Untersuchungen auf das geschilderte Hauptziel bedingt vielfach eine vom Hergebrachten abweichende Abgrenzung des Arbeitsgebietes. Ontogenetische und phylogenetische Probleme verflechten sich naturgemäß so stark, daß auf beide das Augenmerk gerichtet werden mußte. Andererseits mußte vieles zurücktreten, was keinen unmittelbaren Einfluß auf die Lösung der Hauptfrage hat. So werden einerseits alle Probleme aus dem Bereich der vegetativen Region und andererseits eine Reihe von Fragen der Erbübertragung, der Embryonalentwicklung usw. in gesonderten Untersuchungen, die schon ziemlich weit abgeschlossen sind, behandelt werden.

Genetische Untersuchungen an Pulsatilla I.

Dichogamie, Herkogamie und Herabsetzung der Vitalität bei Selbstbestäubung.

Bau und ökologisches Verhalten der Pulsatillenblüten sind ein ausgeprägtes Beispiel einer auf Fremdbestäubung hinwirkenden Insektenblüte.

Knuth nennt als Bestäuber und Befruchter: *Apis mellifica*, *Bombus lapidarius*, *terrester* und *hortorum*, sowie die Ameisen *Lasius alienus*, *Myrmica levinodis* u. a. Nach eigenen Beobachtungen sind es hauptsächlich Bienen (*Apis mellifica*), die die Blüten wegen des Pollens und des Nektars aufsuchen. Doch habe ich auch gelegentlich Hummeln (*Bombus terrester*) an den Blüten gesehen. Für die spätere Blütezeit, etwa von Mitte April und Mai ab, kommen dann auch Ameisen als Bestäuber praktisch in Frage, da sie gerne die Nektarien der Blüten aufsuchen.

A. Dichogamie und morphologische Eigentümlichkeiten, die die Herkogamie bewirken.

Selbstbestäubung wird bei *Anemone Pulsatilla* im allgemeinen durch die ausgeprägte Protogynie verhindert. Die Narben sind

normalerweise schon bestäubungsfähig, ehe die Blüten sich voll entfalten. Das heißt, die bestäubungsfähigen Narben schauen im allgemeinen schon 1—3 Tage, bevor die Antheren stäuben, aus den zunächst nur sehr wenig auseinanderspreizenden und noch relativ kurzen Perigonblättern heraus. Frei abblühende Pulsatillen fand ich (sowohl am natürlichen Standort wie im Garten) in diesem Stadium mit bestäubten Narben aber noch mit geschlossenen Antheren.

Ein zweites Moment, das auch nach Beginn der eigenen Pollenproduktion die Selbstbestäubung erschwert, ist die eigentümliche Aufblühfolge der Pollensäcke. Die Aufblühfolge ist bei allen von mir untersuchten Pulsatillen ähnlich wie die von Beyer für *Pulsatilla vernalis*

Fig. 1. *Anemone Pulsatilla.* A Längsschnitt durch eine Blüte mit Hochblättern. B Aufsicht auf eine Blüte. Die bereits geöffneten, stäubenden Antheren sind schwarz gezeichnet.

beschriebene. Die aus Knuth (1898, S. 10) herauslesbaren Unterschiede zwischen den verschiedenen *Pulsatilla*-Arten sind also mindestens hinsichtlich der Aufblühfolge nicht prinzipieller Natur.

Wir halten uns an *Anemone Pulsatilla* ssp. *germanica.* Die Griffel bleiben hier, auch nach Beginn der Pollenproduktion in der eigenen Blüte, noch einige Tage[1]) von einer Krause ungeöffneter Pollensäcke umgeben, da diese, dem Griffel benachbarten Pollensäcke erst zuletzt aufblühen (Fig. 1). Dadurch ist die Übertragung des Blütenstaubes auf die eigene Narbe anfänglich mindestens erschwert; beim Bestäubungs-

1) Bei schönem Frühjahrswetter 2—3 Tage. Alle diese Zeitangaben werden natürlich bei ungünstiger Witterung erheblich hinausgezögert und können sich bei Nachzüglerblüten im Sommer verkürzen.

wettlauf kann sich so der zeitliche Vorsprung des fremden Blütenstaubes vor dem eigenen noch erheblich vergrößern. Die Pollensäcke blühen jedoch auch nicht in der akropetalen Reihenfolge auf, in der sie angelegt werden. Sondern zuerst springen sie in einer interkalaren Zone, die mehrere (2—4) Lagen vom oberen Rande entfernt liegt, auf; von hier aus verbreitert sich die Zone der geöffneten Pollensäcke nach unten und langsam auch nach oben, bis erst zu allerletzt (zugleich mit den unteren fruchtbaren Antheren) auch die den Griffeln benachbarte Antherenzone stäubt.

Weiterhin erschwert auch die Form und gegenseitige Lage von Griffel und Antheren die Selbstbestäubung. Das gilt vor allem für die Ostformen (*Anemone Pulsatilla* ssp. *grandis*), da hier die Staubblätter recht kurz sind und die Griffel straff aufrecht, in der Mitte der gleichfalls wenig geneigten Blüte[1]) stehen (Fig. 2 A).

A B C

Fig. 2. *Anemone Pulsatilla.* Androeceum und Gynaeceum.
A. ssp. *grandis* (Bestäubungs-Nr. 2911f, Wien, reine Linie),
B. ssp. *grandis* × ssp. *germanica* (Bestäubungs-Nr. 2819g, Wien × Alb),
C. ssp. *germanica* (Bestäubungs-Nr. 2827a, Alb, reine Linie).

Bei den Westformen (*Anemone Pulsatilla* ssp. *germanica*, ssp. *serotina*, ssp. *hispanica* u. a.) sind die Griffel (vor allem die peripheren) an ihrer Spitze zwar meist hakig nach außen, also gegen die Antheren hin gekrümmt (Fig. 2 C). Immerhin liegt auch hier die papillöse Narbenfläche auf der von den Antheren abgewandten Seite, dagegen durch die Hakenbiegung dem anfliegenden Insekt zugewandt.

Gerade bei den älteren Blüten der Westformen ist im übrigen auch eine spontane Selbstbestäubung möglich. Diese Blüten pflegen ja im Verlaufe ihrer „Schlafbewegungen" zu nicken (Zimmermann, 1932a), und hierbei kann trotz der genannten Herkogamieeinrichtungen Blütenstaub auf die eigene Narbe fallen. So habe ich ziemlich regelmäßig von Blüten, die „nickten", und die dauernd zuverlässig in Bestäubungstüten eingeschlossen waren, reife Früchte erzielt, ohne daß ich eine künstliche Bestäubung vornahm. Die Aussaat ergab einwandfrei, daß

1) Auf diese Rasseneigentümlichkeiten der Blütenbewegungen bin ich früher (Zimmermann 1932a, S. 424ff.) schon eingegangen.

es sich um Selbstbestäubung handelte, da die Nachkommenschaft im Gegensatz zu frei abgeblühten Formen einheitlich den Elterntyp zeigte. Möglichst erschütterungsfrei und aufrecht isolierte Blüten setzten dagegen in der Regel keine oder kaum Früchte an.

In Übereinstimmung mit dem oben geschilderten, normalerweise auf Fremdbestäubung hinwirkenden Blütenbau läge die Vermutung nahe, daß die bestäubenden Insekten beim Anfliegen einer Blüte zuerst die Narbe berühren, daß sie also zuerst auf der Narbe den mitgebrachten Blütenstaub abstreifen, ehe sie sich von neuem mit Blütenstaub beladen. Das trifft für schwach geöffnete Blüten zu, also immerhin für die Hauptmasse der normalerweise noch unbestäubten Blüten. Bei älteren Blüten landen namentlich die Bienen meist auf den weit ausgespreizten Perigonblättern. Sie berühren so erst die Pollensäcke und nachher die Griffel.

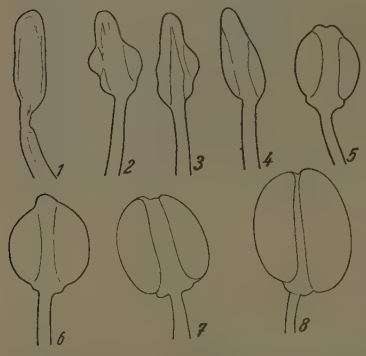


Fig. 3. 1 bis 6 Degeneration der Antheren in verschiedenem Ausmaß bei den letzten (fast ♀) Blüten der Ostrasse (ssp. *grandis*). 7 und 8 zum Vergleich normale Antheren derselben Pflanzen.

Im Einklang mit der vorzugsweisen Fremdbestäubung durch Protogynie usw. steht fernerhin die Tatsache, daß bei den zuerst erscheinenden Blüten häufig die Griffel relativ schlecht ausgebildet sind, so daß diese ersten Blüten ziemlich ausgesprochen ♂ Charakter zeigen. Umgekehrt sind die letzten Frühjahrsblüten namentlich der Ostformen (der ssp. *grandis*) praktisch ♀[1]), da hier die ♂ Organe sehr stark zurücktreten bzw. degenerieren (Fig. 3).

Das ist ökologisch durchaus verständlich. Die ersten ♂ Blüten können ohne großen Nachteil auf funktionsfähige Griffel verzichten, einmal weil die Narben relativ empfindlich gegen Spätfröste sind, und andererseits, weil infolge der Protogynie der Blütenstaub doch noch ziemlich spärlich ist. Umgekehrt finden die letzten Blüten für ihren Blütenstaub relativ schwer noch bestäubungsfähige Narben, so daß auch hier die Rückbildung der Staubblätter keine nennenswerte Einbuße der Nachkommenerzeugung bedeutet.

1) Die Literaturangaben (vgl. z. B. A. Schulz), daß ♂ „Stöcke" früher blühen als ♀, sowie überhaupt über Geschlechtspolymorphismus, gehören hierher und verdienen eine experimentelle Prüfung.

Auf weitere Eigentümlichkeiten der Blütenbewegungen in ihrem Zusammenhang mit der Bestäubung habe ich schon früher hingewiesen (Zimmermann 1932a auf S. 442ff.). Zusammenfassend kann man also sagen, daß die Fremdbestäubung offenbar der Normalfall ist, und daß nur, wenn Fremdbestäubung nicht eintreten sollte, zuletzt auch noch Selbstbestäubung möglich ist.

Wieweit verhindert diese Hemmung der Selbstbestäubung das Auftreten von Nachkommen aus Selbstkombinationen? Ich habe diese Frage an der Nachkommenschaft einer inmitten von *grandis*-Pflanzen 1932 frei abblühenden *germanica*-Pflanze geprüft. Von 193 Nachkommen, die ich aus vier Blüten erhielt, erwiesen sich 1933 nach den Blattmerkmalen 109 Pflanzen als einwandfreie Bastarde *germanica* × *grandis*. Da in der weiteren Umgebung auch noch zahlreiche *germanica*-Pflanzen blühten, war die Zahl der durch Fremdbestäubung zustande gekommenen Nachkommen sicher noch größer.

D. h. wir können mit Sicherheit sagen, daß durch die Hemmung der Selbstung trotz der möglichen Geitonogamie die erfolgreiche Selbstbestäubung seltener eintritt als Fremdbestäubung. Damit aber ist die unten als „Zweck" der Vorrichtungen für Fremdbestäubung genannte Neukombination von Genen gesichert.

Die Wirkung der Geitonogamie ist bei *Anemone Pulsatilla* im allgemeinen deshalb wohl nicht allzu groß, weil wenigstens in der Regel die Blüten nacheinander aufblühen, und weil durch die nachfolgend beschriebene „Pseudofertilität" geitonogame Bestäubungen und Selbstungen im Konkurrenzkampf mit Fremdbestäubungen unterliegen.

B. Entwicklungshemmung bei Selbstung.

Entwicklungshemmung bei Selbstung, also völlige Selbststerilität oder doch Entwicklungsstörungen im Gefolge der Inzucht, sind das physiologische Korrelat zur morphologischen Behinderung einer Selbstbestäubung durch Herkogamie und Dichogamie.

Wie erwähnt, fruchtet zwar *Anemone Pulsatilla* bei Fremdbestäubung und bei Selbstbestäubung. Aber die Wirkung der beiden Bestäubungen ist verschieden. Nachkommen aus Selbstungen zeigen gegenüber den Nachkommen aus Fremdbestäubungen auf den verschiedenen Entwicklungsstadien quantitativ abgestufte Entwicklungshemmungen. Deren phänotypisches Bild sei zunächst ohne Rücksicht auf die genotypischen Bedingungen geschildert.

Die stärkste Entwicklungshemmung im Gefolge von Selbstbestäubung wurde bei einigen Pflanzen gefunden, die durch Parasitenbefall

(Erdnematoden) augenscheinlich stark geschwächt waren und in den folgenden Jahren regelmäßig eingingen. Hier blieb die Selbstbestäubung stets ohne Erfolg, obwohl mit dem Pollen wie mit den Samenanlagen dieser Pflanzen Fremdkombinationen durchgeführt werden konnten. Sieben solche geschwächte Pflanzen, als ♀ verwendet, lieferten z. B. 1930 in 11 Blüten insgesamt 257 Nachkommen, aber aus Selbstung keinen einzigen.

Auch bei allen übrigen Pflanzen (sämtlicher daraufhin geprüfter Rassen) waren Fehlbestäubungen im Gefolge von Selbstung viel häufiger als im Gefolge von Fremdbestäubung, obwohl die Bestäubungstechnik (Blütenstaubmenge usw.) durchweg in beiden Fällen die gleiche war. So zeigt die Tab. 1 für das Jahr 1928, daß nur 40% der versuchten Selbstbestäubungen, aber 75% der Fremdbestäubungen[1]) lebensfähige Nachkommen lieferten. Bei diesen Fehlbestäubungen entwickelten sich die Fruchtstiele nicht zur normalen Länge. Infolge der Selbstung wurde also (wohl im Gefolge der Fruchthemmung) auch der mütterliche Sporophyt gehemmt.

Tabelle 1.

Einfluß von Selbst- und Fremdbestäubung auf die Zahl der erfolgreichen Bestäubungen (ssp. *germanica* und ssp. *grandis*). 1928.

	Selbstbestäubte Pflanzen	Fremdbestäubte Pflanzen
Erfolgreich	17 = **40%**	47 = **75%**
Ohne Erfolg	26 = **60%**	16 = **25%**

Aber auch die Zahl der lebensfähigen Keimlinge aus den einzelnen geglückten Bestäubungen war verschieden, wie sich aus Tab. 2 ergibt. Der Maximalzahl von 84 Keimlingen aus einer Fremdbestäubung kommt keine einzige Selbstbestäubung nahe, und auch der Durchschnittswert von 43 lebensfähigen Keimlingen aus einer Fremdbestäubung steht erheblich höher als der entsprechende Wert von 29 Keimlingen für eine Selbstbestäubung.

Als dritten Unterschied können wir erwähnen, daß die heranwachsenden F_1-Pflanzen schwächlicher waren, wenn sie aus einer Selbstbestäubung hervorgingen, als wenn sie einer Fremdbestäubung entstammten. Das zeigte sich sowohl in Größe und Gewicht, wie in der Widerstandsfähigkeit gegen Parasiten (z. B. Rost und Erdnematoden).

1) Grundsätzlich die gleichen Resultate erhielt ich auch in anderen Jahren. Natürlich sinkt der Prozentsatz der erfolgreichen Bestäubungen erheblich, sobald man entfernter stehende Sippen miteinander kreuzt. Dazwischen liegt ein Optimum für erfolgreiche Sippenkreuzung (vgl. Zimmermann 1934b und unten S. 222).

Tabelle 2.

Einfluß von Selbst- und Fremdbestäubung auf die Keimlingszahl je Bestäubung.

Bestäubungen des Jahres 1928 (*Anemone Pulsatilla*, ssp. *germanica* u. ssp. *grandis*)[1]).

Selbstbestäubungen			Fremdbestäubungen		
Bestäubungs-Nr.	Nr. d. Stamm-pflanze[1])	Keimlings-zahl	Bestäubungs-Nr.	Nr. d. Stamm-pflanze[1])	Keimlings-zahl
2803	3× 3	30	2819	15×17	78
2805	4× 4	17	2823	14× 4	45
2814	14×14	34	2826	17×14	37
2827	17×17	52	2836	17×15	38
2840	17×17	32	2837	17×14	59
2844	15×15	12	2838	17×15	43
2847	18×18	28	2839	17×15	33
2871	15×15	3	2841	17×15	63
2873	19×19	42	2842	15×17	25
2875	18×18	48	2849	15×17	45
2884	18×18	19	2854	15× 3	48
2890	18×18	11	2855	15×17	9
2893	19×19	36	2862	18×17	62
2894	17×17	38	2863	18× 3	54
2895	19×19	34	2864	14× 3	84
	Durchschnitt:	29	2866	15× 3	33
			2868	14× 3	41
			2874	18× 3	56
			2876	14×18	16
			2878	14×18	22
			2883	15×18	25
			2885	14×18	31
				Durchschnitt:	43

Als solches Beispiel für die Wachstumshemmung der durch Selbstung entstandenen F_1-Pflanzen sei hier ihre Stiellänge (= Länge des Blütenstands- + Blütenstieles) an der reifen Frucht wiedergegeben (Tab. 3). Die Fruchtstiele sind bei Nachkommen aus Fremdkombinationen um 38,3% länger als bei Nachkommen aus Selbstungen.

Ganz übereinstimmende Resultate gaben ferner z. B. die Blattmessungen (durchschnittliche Spreitenlänge der aus Selbstung entstandenen F_1-Pflanzen: 95 mm, gegen 133 mm der aus Fremdbestäubung hervorgegangenen Pflanzen, Tab. 3) und manches andere mehr. — Da die ssp. *grandis* im allgemeinen gedrungenere Blätter und Fruchtstiele besitzt als die ssp. *germanica*, werden die Unterschiede noch größer, sobald wir die Rassen gesondert behandeln (Tab. 4).

Besonders deutlich kann man aber die Hemmung der durch Selbstung entstandenen Nachkommen dadurch machen, daß man versucht, in zweimaliger Inzucht lebensfähige F_2-Pflanzen zu erzielen, und

1) Rassenzugehörigkeit der Stammpflanzen vgl. Tab. 4.

Tabelle 3.

Einfluß von Fremd- und Selbstbestäubung auf die Länge der Laubblattspreite und auf die Länge des Fruchtstieles (= ausgewachsenen Blütenstands- + Blütenstiel) bei F_1-Pflanzen. Durchschnittswerte (mindestens je 10 Blätter) von Herbst 1931 und (für mindestens je 10 Fruchtstiele) von Sommer 1932. Kombinationen von 1928.

Selbstbestäubungen				Fremdbestäubungen			
Bestäubungs-Nr.	Nr. der Stammpflanzen[1])	Blattspreitenlänge	Fruchtstiellänge	Bestäubungs-Nr.	Nr. der Stammpflanzen[1])	Blattspreitenlänge	Fruchtstiellänge
2803	3× 3	78 mm	258 mm	2819	15×17	172 mm	327 mm
2805	4× 4	68 „	235 „	2823	14× 4	103 „	374 „
2814	14×14	74 „	215 „	2826	17×14	149 „	409 „
2827	17×17	88 „	253 „	2836	17×15	130 „	374 „
2840	17×17	120 „	253 „	2837	17×14	144 „	328 „
2844	15×15	101 „	305 „	2838	17×15	131 „	338 „
2847	18×18	93 „	275 „	2839	17×15	123 „	482 „
2871	15×15	97 „	— „	2841	17×15	124 „	379 „
2873	19×19	98 „	306 „	2842	15×17	130 „	333 „
2875	18×18	106 „	310 „	2849	15×17	134 „	359 „
2884	18×18	92 „	295 „	2854	15× 3	125 „	395 „
2890	18×18	87 „	252 „	2855	15×17	148 „	335 „
2893	19×19	109 „	270 „	2862	18×17	142 „	329 „
2894	17×17	124 „	255 „	2863	18× 3	111 „	352 „
2895	19×19	91 „	295 „	2864	14× 3	133 „	401 „
Durchschnitt:		95 mm	271 mm	2866	15× 3	136 „	334 „
				2868	14× 3	139 „	375 „
				2874	18× 3	148 „	318 „
				2876	14×18	120 „	326 „
				2878	14×18	137 „	381 „
				2883	15×18	130 „	322 „
				2885	14×18	142 „	375 „
				Durchschnitt:		132 mm	375 mm

Tabelle 4.

Die Zahlenwerte der Tab. 3 nach der Rassenzugehörigkeit der Stammpflanzen gruppiert (Durchschnittswerte).

Stammpflanze 3, 17, 18 und 19 = ssp. *germanica*

„ 4, 14 und 15 = ssp. *grandis*.

Selbstbestäubungen		Fremdbestäubungen	
Blattspreitenlänge	Fruchtstiellänge	Blattspreitenlänge	Fruchtstiellänge
ssp. *germanica* × ssp. *germanica*		ssp. *germanica* × ssp. *germanica*	
99 mm	275 mm	134 mm	333 mm
		ssp. *germanica* ⨯ ssp. *grandis*	
		136 mm	365 mm
ssp. *grandis* × ssp. *grandis*		ssp. *grandis* × ssp. *grandis*	
81 mm	252 mm	103 mm	374 mm

1) Rassenzugehörigkeit der Stammpflanzen vgl. Tab. 4.

damit dann die entsprechenden Erfolge einer nur einmaligen Inzucht (Selbstbestäubung der durch Fremdbestäubung entstandenen F_1-Pflanzen) vergleicht. Diesen Unterschied veranschaulicht die Versuchsserie Kurve Fig. 4 und Tab. 5.

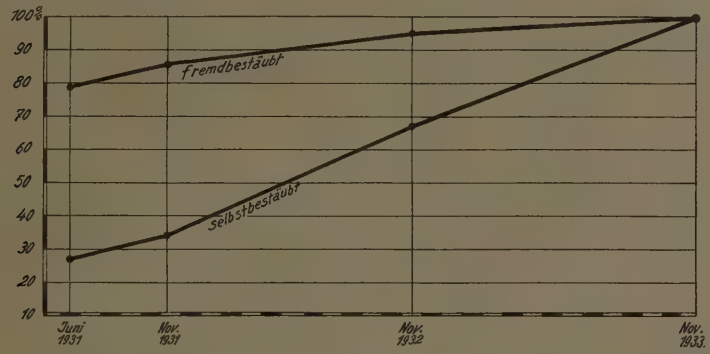


Fig. 4. Wirkung der Inzucht. Vergleich der Selbst- u. Fremdbestäubung (vgl. Tab. 5); Abszisse: Zeit; Ordinate: % der erfolgreichen F_2-Kombinationen mit lebenden Nachkommen.

Tabelle 5.

Wirkung der Inzucht.

Vergleich der Selbst- und Fremdbestäubung.

Geselbstete F_2-Nachkommenschaft aus den 1928 gekreuzten P-Pflanzen.

Durch Selbstbestäubung erzielte F_1-Pflanzen		Durch Fremdbestäubung erzielte F_1-Pflanzen	
erfolgreich geselbstet	ohne Erfolg geselbstet	erfolgreich geselbstet	ohne Erfolg geselbstet
Stand vom 14. 6. 1931			
4 F_1-Kombinat. 27%	11 F_1-Kombinat. 73%	33 Kombinat. 79%	9 Kombinat. 20%
Stand vom 11. 11. 1931.			
5 „ 33%	10 F_1-Kombinat. 67%	36 Kombinat. 85,5%	6 „ 14,5%
Stand vom November 1932			
10 „ 67%	5 Kombinat. 33%	40 Kombinat. 95%	2 „ 5 %

Die Gesamtzahl der Selbstbestäubungen ist schon für die F_1-Generation hier um zwei kleiner als in Tab. 1, da einige Kombinationen nicht weiter gezogen wurden.

Ich hatte in dieser Serie versucht, von 57 im Jahre 1928 hergestellten F_1-Kombinationen durch Selbstung eine F_2-Nachkommenschaft zu erzielen. 15 dieser F_1-Kombinationen waren bereits ihrerseits durch Selbstung entstanden, die übrigen 42 durch Fremdbestäubung. Von den durch Selbstung entstandenen F_1-Pflanzen ließ sich auf dem Wege weiterer Inzucht nur mit großer Mühe eine geselbstete Nach-

kommenschaft erzielen. Nach Tabelle 5 war das bis Sommer 1931 nur für 27% der doppelten Inzuchtbestäubungen geglückt, während von den durch Fremdbestäubung entstandenen F_1-Pflanzen bereits 79% eine geselbstete F_2-Nachkommenschaft geliefert hatten. Es muß betont werden, daß ich die zweite Selbstung der Inzucht-bürtigen F_1-Pflanzen viel häufiger versucht habe als die Selbstung der fremdkombinierten F_1-Pflanzen, da mißglückte Selbstbestäubungen, soweit das Blütenmaterial das zuließ, jeweils wiederholt wurden. Bis Ende 1932 glückte es, den Prozentsatz für die zweimal geselbsteten F_2-Kombinationen auf 67% hinaufzudrücken, während die nur einmal geselbsteten F_2-Kombinationen in 95%[1]) der Fälle lebensfähige F_2-Nachkommen lieferten. Erst im Sommer 1933 waren die 1928 durch Selbstung erzielten Pflanzen alle so kräftig, daß sämtliche Kombinationen durch eine erneute Selbstbestäubung lebensfähige F_2-Pflanzen ergaben.

Nach meinen bisherigen Ergebnissen scheint die Sterilitätswirkung bei fortgesetzter Inzucht in den folgenden Generationen schwächer zu werden. Für eine Diskussion insbesondere über die Frage, ob hier Stämme ausgelesen sind, die gegen Inzucht relativ immun sind, reicht mein Material nicht aus.

Bei *Anemone Pulsatilla* wirkt sich also die Selbstbestäubung in folgenden drei Abstufungen der Entwicklungshemmung aus:

1. Vollständige Selbststerilität,
2. verminderte Erzeugung keimfähiger Früchte,
3. Entwicklungshemmung sowohl der vegetativen wie der Fortpflanzungsorgane bei den F_1-Pflanzen. Dazu kommt noch
4. die Neigung zu Anomalien, auf welche wir in Untersuchung III zu sprechen kommen.

Um nun die Entwicklungshemmungen von *Anemone Pulsatilla* mit solchen Hemmungen bei anderen Pflanzen vergleichen zu können, müssen wir uns über die üblichen Gruppierungsprinzipien derartiger Erscheinungen klar sein. Sterilitätserscheinungen werden im allgemeinen nach drei verschiedenen Prinzipien gruppiert: nach dem Zeitpunkt, in dem die Entwicklungshemmung einsetzt bzw. zum Absterben führt, nach den Faktoren, die bei sonst normalen Verhältnissen das Absterben bewirken und schließlich nach der Intensität der Entwicklungshemmung.

1. **Zeitpunkt der Entwicklungshemmung.** Wie sich z. B. aus der Zusammenstellung solcher Entwicklungshemmungen bei Oehlkers ergibt, kann die Entwicklung zu sehr verschiedenen Zeiten gestört werden. Im allgemeinen spricht man von Sterilitätserscheinungen, wenn die Orga-

1) Eigentlich waren sie sogar zu 100% geglückt. Denn bei den beiden einzigen durch Fremdbestäubung erzielten F_1-Kombinationen, die nicht durch Selbstung F_2-Pflanzen geliefert hatten, war die Selbstung gar nicht versucht worden, da diese Bestäubung abgesehen von der Inzuchtfrage zu wenig Interesse bot.

nismen auf dem Stadium der Keimzellen oder im Embryonalstadium absterben. Man kann dabei folgende Grade unterscheiden:

a) Keimzellen werden nicht gebildet.
b) Keimzellen sind nicht funktionsfähig.
c) Zygote ist nicht entwicklungsfähig.
d) Embryo ist nicht entwicklungsfähig.

Dazu können wir als letzten Fall anreihen:

e) Entwicklungshemmungen, die im nachembryonalen Zustand den Sporophyten zum Absterben bringen.

2. **Wirksame Faktoren.** Man unterscheidet hier z. B. die Selbststerilität (Para-Selbststerilität Briegers) von der sonstigen Sterilität. Die genetische Konstitution der Keimzellen ist bei Selbststerilität derart, daß sie bei Selbstbestäubung keine lebensfähigen Nachkommen liefern, während Nachkommen der gleichen Keimzellen bei Fremdbestäubung im allgemeinen gesund sind.

Wie bei allem biologischen Geschehen wirken natürlich auch zahlreiche andere Faktoren beim Zustandekommen der Sterilität mit. Diese letzteren Faktoren können, für sich genommen, so stark sein, daß sie auch ohne die Existenz genetischer Sterilitätsfaktoren zum Absterben führen.

3. **Intensität der Entwicklungshemmung.** Z. B. nach absteigender Intensität geordnet: Sterilität, Pseudofertilität, schwächere Entwicklungshemmung (wie bei der Inzuchtdegeneration) und volle Fertilität.

Die Einordnung des Pulsatillenbeispiels wird verschieden sein, je nach dem gewählten Gruppierungsprinzip. Nach dem Zeitpunkt der Entwicklungshemmung finden wir bei *Anemone Pulsatilla* eine völlig gleitende Reihe von ganz ausgebliebener Befruchtung bis zu entwickelten Nachkommen, deren Gametophyt gestört ist. Sehr häufig verkümmern im letzteren Fall die Pollenkörner unmittelbar nach der scheinbar normal verlaufenden Reduktionsteilung, so daß ihre Membranen in den nicht ganz ausgewachsenen Antheren als leere Schalen liegen.

Unter den wirksamen Faktoren ist der Einfluß der Selbstung unverkennbar, aber ebenso deutlich auch das Mitwirken rein phänotypischer Faktoren. Und schließlich ist die Intensität der Entwicklungshemmung durch den Selbstungsfaktor, gemessen am Zeitpunkt des Absterbens, bei günstigen allgemeinen Lebensbedingungen gering. Es gelingt in der Regel, wie Tab. 5 und Fig. 3 zeigen, auch aus Selbstungen Nachkommen am Leben zu erhalten.

Mit welchen bisher beschriebenen Beispielen stimmt nun *Anemone Pulsatilla* überein?

Es ist physiologisch fast selbstverständlich, daß bei einer schwachen Disharmonie von Pollen und weiblichen Organen noch andere schädigende Faktoren hinzukommen müssen, um das Absterben zu bewirken, um die Todesschwelle zu erreichen. Das bedeutet — mindestens für *Anemone Pulsatilla* — die von East hervorgehobene starke Abhängigkeit der „Pseudofertilität" von Außenumständen.

Aus technisch naheliegenden Gründen sind am besten untersucht diejenigen Fälle von echter Sterilität, bei denen die Intensität der Entwicklungshemmung auf Selbstbestäubung hin sehr groß ist, bei denen also eine Selbstung in jedem Fall, auch ohne Mitwirkung weiterer Hemmungsfaktoren, zum völligen Ausfall der Nachkommenschaft führt. In diesen klassischen Fällen, z. B. bei *Corydalis cava*, *Veronica syriaca*, *Nicotiana Langsdorffii*, ist die starke Intensität der Hemmung regelmäßig verbunden mit bestimmten Sterilitätserbfaktoren und einem Absterben des Pollenschlauches schon bald nach dem Keimen. Solche Fälle starker Sterilitätswirkung stellen die eine Endgruppe der Sterilitätsreihe mit sehr rascher und energischer Hemmung dar, wobei vielleicht das Extrem von den leider noch immer zu wenig analysierten Orchideenfällen mit Vergiftung von Pollen und Narbenflächen bei Selbstbestäubung gebildet wird.

Wohl jeder aber, der eingehende pflanzliche Erblichkeitsversuche angestellt hat, wird auch andere Sterilitätserscheinungen beobachtet haben, die sich nicht in dies Schema einfügen[1]). Zu ihnen gehören die Fälle, die East „Pseudofertilität" genannt hat. Die Hemmungswirkung der Selbstung ist hier geringer. Bei geeigneten Begleitumständen, z. B. wenn kein geeigneterer Pollen konkurriert, können sich auch bei Selbstung Pollenschläuche und Nachkommen weiter entwickeln. Und umgekehrt lassen sich die sonstigen Faktoren, die beim Absterben mitwirken können, leichter nachweisen.

Solche Fälle stellen das andere Ende der Sterilitätsreihe dar, die hinüberführt zu den Fällen von echter Fertilität. Und wenn wir nach der Intensität des Selbstungsfaktors gruppieren, können wir zu dieser 2. Gruppe schwächerer Sterilitätserscheinung, zur „Pseudofertilität" bzw. „unvollkommenen Parasterilität" nach Brieger, auch den Fall von *Anemone Pulsatilla* ziehen[2]).

1) Von den mit unserem Beispiel kaum vergleichbaren Sterilitätserscheinungen bei Önotheren sehen wir hier ab.

2) Von einem Vergleich mit Fällen der Inzuchthemmung möchte ich hier absehen, da ich bei *Anemone Pulsatilla* keine gesteigerte Hemmung bei fortgesetzter Inzucht gefunden habe.

Auch hier besteht eine Disharmonie zwischen Pollen und ♀ Geschlechtsorganen, wenn sie innerhalb derselben Pflanze kombiniert werden. Bzw. es handelt sich wahrscheinlich wie bei den „typischen" Fällen von Selbststerilität auch hier um Disharmonien zwischen Organismen, die in bezug auf Sterilitätsfaktoren genotypisch übereinstimmende Konstitution besitzen.

C. Dichogamie, Herkogamie und Selbststerilität als zweckmäßige Einrichtungen.

Fast alle Autoren, die sich mit den in der Überschrift genannten Einrichtungen beschäftigt haben, haben auch irgendwie Stellung genommen zur „Zweckmäßigkeitsfrage". Neuerdings allerdings vielfach in der negativen Weise, für die Brieger ein charakteristisches Beispiel gibt. Brieger geht kaum auf etwaige Vorteile ein, die die Behinderung von Selbstbestäubungen der Pflanze bringt, sondern er bespricht die Hypothesen über die ontogenetischen Ursachen, die zu den Inzuchtswirkungen führen. Er schließt die Inzuchtsdegeneration an die typische Selbststerilität dadurch an, daß er auch für erstere eine faktorielle Grundlage annimmt, wobei die Heterozygoten die gesunden und die Homozygoten die geschwächten Nachkommen darstellen. Diese kausalanalysierende Ansicht verträgt sich gut mit unserer Auffassung, daß auch die Entwicklungshemmungen bei Selbststerilität in Fällen wie *Anemone Pulsatilla* ein Endglied der schwachen Gruppe innerhalb der Intensitätsreihe der Selbststerilität darstellen.

Aus dieser mindestens in den Grundzügen wahrscheinlichen Hypothese zieht nun Brieger den Schluß, daß die Sicherung der Fremdbestäubung ein Nachteil für die Pflanze sei, da sie zur Erhaltung von Letalfaktoren bzw. Hemmungsfaktoren in den Heterozygoten führe. Die älteren Ansichten über die „biologische Bedeutung" seien wegen ihres „anthropomorph-teleologischen Moments von selbst erledigt".

Selbstverständlich müssen wir die Zweckmäßigkeitsfrage ganz frei von Anthropomorphismen behandeln. Für uns handelt es sich nur darum: Welchen Vorteil können wir für die Pflanze nachweisen aus der Behinderung der Selbstung? Welchen Vorteil bringt die Entwicklungshemmung etwaiger, doch durch Selbstung entstandener Nachkommen?

Es ist weiter selbstverständlich, daß dieser Vorteil kein individueller Nutzen der einzelnen Pflanzen sein kann. Zumal bei Zwitterblüten wäre ja eine Selbstbestäubung im allgemeinen der sicherste Weg, um mit möglichst geringem Materialverbrauch die Funktion der Fortpflanzungsorgane zu gewährleisten. Das einzelne Pflanzenindividuum wird unmittelbar immer einen Nachteil aus einer solchen Behinderung seiner Fortpflanzung haben.

Der Vorteil der Entwicklungshemmungen der Selbstbestäubung ist meines Erachtens nur zu diskutieren im „hologenetischen" Zusammenhang mit dem ja gleichfalls noch nicht einheitlich beantworteten Problem des „Vorteils", des „Nutzens", des „Sinns", der „Bedeutung" usw., der Sexualität überhaupt. Auch hier kann es sich um keinen individuellen Vorteil oder Nutzen handeln. Denn genau wie die Selbstbestäubung wäre für das einzelne sich fortpflanzende Individuum eine ungeschlechtliche Fortpflanzung vorteilhafter. Der Vorteil dieser Sexualität könnte, wie ich früher (Zimmermann 1928) angedeutet habe, im Gesamtablauf des Kernphasenwechsels und damit in der ständigen Durchmischung der Erbanlagen einschließlich ihrer mutativen Änderung liegen. Für die Gesamtheit einer Organismensippe bedeutet ja diese ständige Neukombination von Erbanlagen, wie sie im Gefolge des Kernphasenwechsels (und namentlich der Reduktionsteilung) eintritt, einen phylogenetischen Vorzug. Denn durch diese Neukombination können mutativ abgewandelte Gene vereinigt werden, die, für sich genommen, gleichgültige oder sogar nachteilige Abänderungen darstellen, die aber in Kombination Selektionswert besitzen.

Zusammengefaßt: Die Hemmung der wirksamen Selbstung hat den Vorteil für die Gesamtsippe der Pulsatillen, daß durch sie immer wieder die Gene neukombiniert werden, und daß damit die im Konkurrenzringen der Organismen nötige ständig erneute Anpassungsfähigkeit an neue Lebensbedingungen usw. gesteigert wird. Dies ist derselbe Vorteil, den die *Sexualität überhaupt* bietet. Es ist daher verständlich, daß wir durch das ganze Organismenreich an sexuell sich fortpflanzenden Organismen so viele Einrichtungen finden, die die Fremdbefruchtung sichern.

Genetische Untersuchungen an Pulsatilla II.

Phylogenetische Morphologie der Pulsatillenblüte im Rahmen der Phylogenie der Angiospermenblüte.

A. Aufgabe und Methoden.

Die Morphologie der Pulsatillenblüte bzw. Blütenstände, sowohl in ihrer normalen wie in ihrer anomalen Gestaltung, ist nur zu verstehen, wenn wir einen weiteren Gesichtskreis wählen, d. h. wenn wir den Spezialfall von *Pulsatilla* als Glied der Gesamtphylogenie der Angiospermenblüten betrachten. Umgekehrt ergaben ja Ranalesblüten schon wiederholt eine Schlüsselstellung zur morphologischen Deutung der

Angiospermenblüten. Ich erinnere nur an die klassischen Untersuchungen von Alexander Braun, Arber und Parkin.

Die vorliegende Untersuchung ist in streng phylogenetischem Sinne beabsichtigt. Das heißt, wie wir einleitend schon erläutert haben: es soll der Vorgang erkannt und geschildert werden, der in der Vergangenheit zu den heute vorliegenden — normalen und anomalen Blütenständen und Blüten der Angiospermen geführt hat.

Damit ergibt sich als 1. Aufgabe: das Erkennen der Ausgangsformen und als 2. Aufgabe: das Erkennen des Abwandlungsweges.

Im einzelnen gliedert sich der Aufgabenkreis in:

Abschnitt B: Gesamtmorphologie des blühenden Pulsatillensprosses;

Abschnitt C: Morphologie der Blüte selbst.

Auf die Gesamtmorphologie des blühenden Pulsatillensprosses werde ich hier nur soweit eingehen, wie es das Verständnis einiger Anomalien erfordert.

Bei der Morphologie der Blüte stehen folgende Probleme im Vordergrund:

1. die Stellung von Blütenphyllomen in (meist dreizähligen) Quirlen;
2. die Differenzierung der Blütenhülle (petaloide Perigonblätter).

Unsere 1. eingehender behandelte Aufgabe betrifft also die Phylogenie der Quirlstellung; insbesondere des Quirls zu drei Gliedern, der ja bei Dikotylen gegenüber den fünfzähligen Quirlen zurücktritt.

Die phylogenetischen Fragen lauten hier für uns:

Wie sah die Ahnenform von *Pulsatilla*, die noch keine Quirlstellung der Blütenphyllome hatte, aus? Und

wie kam dann später die Quirlstellung zustande?

Es wird wohl heute keinen Phylogenetiker geben, der nicht mindestens für die Ranunculaceenblüten die spiralige Stellung der Phyllome als Ausgangsform annimmt[1]). Umstritten dagegen ist das Zustandekommen gerade der dreizähligen Quirle („Dédoublement", „Einschiebung", „Verschiebung" usw. der Organe).

Bei Ranunculaceen sind diese (und ähnliche) Probleme neuerdings von Rassner (1931), Schöffel (1932) und Kumazawa (1932) behandelt, allerdings meist nicht

1) Die komplizierteren Pseudanthien-Theorien werden ja heute kaum mehr ernsthaft vertreten, so daß wir sie nicht mehr berücksichtigen müssen.

vom streng phylogenetischen Standpunkt aus. Wir müssen aber auch hinweisen auf die verwandten Probleme in anderen Familien, die ähnlich wie die Ranunculaceen durch mehr oder minder „hemizyklische" Phyllomstellung oder durch ausgeprägten Wechsel in der Gliederzahl das Problem der Entstehung von Quirlen aufrollen. Es sind das insbesondere die Familien der *Berberidaceen*, *Rosaceen*, *Polygonaceen*, *Caryophyllaceen* und *Cactaceen*, an denen Murbeck (1915), Lundblad (1922), E. Schmidt (1928), Geitler (1929), Schoute (1932) und Bilhuber (1933) vergleichbare Fragen angeschnitten haben. Für speziellere Literatur und Zusammenfassungen über diese Blattstellungsfragen sei auf Schoute (1913), Hirmer (1931) und Zimmermann (1935b) verwiesen.

Das 2. Problem der Blütenphylogenie: die Differenzierung einer Blütenhülle wird meist als Problem der „Herkunft" von Blütenhüllblättern (bzw. Kelch- und Blumenblättern) bezeichnet. Troll (1927)[1]) formuliert das Problem folgendermaßen:

entweder Herkunft „direkt aus der Blüte benachbarter Hochblätter" (so z. B. Goethe, Prantl und Glück);

oder Herkunft „von oben her", durch Umbildung von Mikrosporophyllen, von Staubblättern (so z. B. A. P. de Candolle, Nägeli, Drude, Čelakovský, Goebel und Troll pp.)[2]).

Wenn wir den phylogenetischen Kern aus diesen Anschauungen der angeführten Autoren herausschälen, heißt das folgendes:

Es gab einmal Ahnen der Pulsatillen, die noch kein petaloides Perigon hatten. Diese hatten aber doch schon eine typische, apetale Blüte, in der die Mikrosporophylle entweder direkt an Hochblätter oder direkt an Laubblätter anschlossen. Die Entstehung eines Pulsatillen-Perigons liefe dann darauf hinaus, daß entweder 6 Hochblätter oder 6 Staubblätter petaloid wurden.

Jede Stellungnahme zu dieser Alternative ist gebunden an die Annahme, daß bei der perianthlosen phylogenetischen[3]) Ausgangsform eine scharfe Separation der Blütenphyllome bestand, und daß diese Phyllome bereits in einigermaßen bestimmter Zahl, sowie in diagrammatisch festgelegter Stellung auftraten. Nur so können wir bestimmte Organe der Nachfahren mit Organen aus einer ganz anderen Organgruppe der Ahnen hermologisieren. Machen wir diese Annahmen nicht, so scheint mir die ganze Frage einer „Herkunft" der Blütenhülle: entweder von Hochblättern oder von Staubblättern phylogenetisch sinnlos.

Es gibt sicher Abwandlungen von derartigen Ahnenformen mit streng nach Zahl und Stellung determinierten Blütenorganen. Wir brauchen nur an manche

1) Ich sehe davon ab, daß Troll dieses Problem für deutlich in Kelch und Blumenblätter differenzierte Blütenhüllen und eigentlich nicht vom phylogenetischen Standpunkt aus behandelt. Sowohl bei Troll wie noch mehr bei einigen der von ihm zitierten Autoren (Prantl, Čelakovský, Goebel 1886 u. a.) klingt jedoch unverkennbar eine stark phylogenetische Note mit. Dieses unausgesprochene Ineinanderspielen phylogenetischer und nicht-phylogenetischer Gedankengänge ist hier nur eines der Beispiele morphologischer Unklarheiten.

2) Für ältere Angaben vgl. insbesondere Prantl.

3) Übrigens m. E. auch bei einer nicht-phylogenetischen Ausgangsform.

Anomalien, wie wir sie unten schildern, oder an die calycanthen Primeln zu erinnern. Hier können wir ganz bestimmte Organe der Nachkommen mit ganz bestimmten Organen der Ahnen (etwa den äußeren petaloiden Kreis der calycanthen Blüte mit dem Kelch der normalen Blüte) homologisieren, weil bei Ahnen und Nachkommen diese Organe in bestimmter Zahl und an einer bestimmter Stelle auftreten.

Für die Gesamtphylogenie zur Ranunculaceenblüte, wie sie sich wohl in der Kreide abgespielt hat, fehlt aber meiner Ansicht nach eine derartige Voraussetzung. Es scheint mir sehr unwahrscheinlich, daß damals ein perigonloser Ahn existiert hat mit scharfer Separation von Hochblättern und Staubblättern in bestimmter Zahl und Stellung. Dementsprechend halte ich auch die unten ausgeführte dritte[1]), von Troll und den oben genannten Autoren nicht erwähnte, mehr ganzheitliche Annahme der Entstehung der Dikotylenblütenhülle für viel näherliegend.

Um unsere Aufgabe aber lösbar zu machen, müssen wir die phylogenetischen Wandlungen in Beziehung setzen zu den ontogenetischen.

In beiden phylogenetischen Fragen: nach der Differenzierung der Blütenhülle sowie nach der Stellungswandlung der Blütenphyllome, zeigt sich nämlich der hologenetische Zusammenhang darin, daß der entscheidende Wandlungsschritt (abgesehen von der Gen-Mutation) bei den Determinationsvorgängen am Vegetationspunkt liegt. Wir müssen die entwicklungsphysiologischen Vorgänge am Vegetationspunkt in den Kreis unserer Betrachtung ziehen, um zu verstehen, welche in den Vegetationspunkten wirksamen Faktoren sich auf dem phylogenetischen Wege von der Urform bis zu den heutigen Vegetationspunkten gewandelt haben. D. h. wir müssen die gesamten „*Elementarprozesse*" (Zimmermann, 1935b) von der Umwandlung einzelner Gene bis zu deren Auswirkung bei der Organdetermination am Vegetationspunkt ins Auge fassen.

Zusammenfassend können wir damit das Ziel der Untersuchung II folgendermaßen formulieren: Es ist die Normalgestaltung eines blühenden Pulsatillensprosses als Endglied der phylogenetischen Entwicklung zusammenhängend zu erkennen.

Man kann die Blüten von *Anemone Pulsatilla* als ein besonders günstiges Objekt für die Fragen der Blütenbildung bezeichnen. Das kommt, abgesehen von den anderweitig (S. 162 u. 198) schon genannten Vorzügen einmal daher, daß die Pulsatillen den unter Angiospermen nicht häufigen Fall streng einachsiger Pflanzen darstellen. Das heißt die Primärachse des Keimlings verlängert sich unmittelbar in die Blütenachse. An ein und derselben Achse können wir somit die gesamte ontogenetische und phylogenetische Differenzierung der Phyllome in ihrer wechselnden Stellung und Gestalt verfolgen.

1) Vgl. Zimmermann (1930a, S. 331 ff.) und unten. Die von Trapl angedeutete Ansicht kommt meinen Anschauungen wohl recht nahe.

Dann liefert uns die Gattung *Anemone* als eine ausgeprägt hemizyklische Blüte sowohl in ihren normalen wie insbesondere in ihren anomalen Blüten ein besonders gutes Beispiel einer in Stellung und Gestaltung der Blütenorgane sehr variablen Pflanze. Das gibt wiederum wertvolle Fingerzeige für den phylogenetischen Zusammenschluß zur Blüte.

Baumechanik.

In der Literatur über „Blütenmorphologie" bzw. über Blattstellungsprobleme findet man häufig — abgesehen von phylogenetischen und ontogenetischen Erörterungen — Aussagen über die „Baumechanik". Man spricht von einer „baumechanischen Bedeutung eines Organs", vom „baumechanischen Gesichtspunkt" usw. einer Ansicht oder „Ableitung". Aus „baumechanischen" Gründen wird irgendeine „Ableitung" verworfen. Bestimmte „baumechanische Mittel", „Ursachen" u. dgl. sollen für das Zustandekommen dieser oder jener Pflanzengestalt entscheiden.

Wir wollen uns möglichst klar werden über den Zusammenhang dieser „Baumechanik" mit dem in der Natur abrollenden Prozeß, den wir „Hologenie" nannten, bzw. mit seinen Gliedern, der Phylogenie und Ontogenie.

Der Ausdruck: „baumechanisch" ist in der Morphologie offensichtlich geschaffen bzw. lebendig geworden durch Schwendeners „mechanische" Theorien. In Schwendeners klassischem Werk über das „Mechanische Prinzip im anatomischen Aufbau der Monocotylen" (1874) ist auch ganz klar und prinzipiell unbestritten[1]), was Schwendener unter „mechanischer Bedeutung des Baus" von Blättern u. dgl. meint.

Später (1878) übertrug Schwendener in Anlehnung an Hofmeister sein „mechanisches" Prinzip auf das klassische Problem der vergleichenden Pflanzenmorphologie: auf das Blattstellungsproblem. Wie Hofmeister versuchte Schwendener Faktoren zu analysieren, die die Stellung der Blatthöcker bestimmten. Er sah als einen dieser Faktoren den mechanischen Druck der älteren Höcker auf die jüngeren an. Es ist bekannt, daß gerade dieses „mechanische" Kernstück von Schwendeners Theorie der Kritik nicht standgehalten hat[2]). Trotzdem wurde jedoch die Ausdrucksweise „Baumechanik" beibehalten, aber jetzt in einem nicht mehr „mechanischen" Sinne. Im Gegenteil, es sind gerade Autoren, die (wie A. H. Church, Iterson jun., Murbeck, Lundblad, Hirmer usw.) im Gegensatz zu Schwendener wieder stärker an die mathematisierende „idealistische" Morphologie anknüpfen, die die Ausdrücke „mechanisch", „baumechanisch" u. ä. bevorzugen.

Wir haben also damit in der Morphologie heute zwei ganz verschiedene Begriffe „Baumechanik":

---

1) Die neueren Arbeiten von Rasdorsky u. a. bringen ja keine Änderungen, sondern nur eine Weiterausgestaltung von Schwendeners Theorie oder höchstens Korrekturen in für unsere Fragen nebensächlichen Einzelheiten.

2) Es kommt uns hier nicht auf eine wissenschafts-historische Darstellung, sondern nur auf die Klarlegung der Begriffe „baumechanisch" an. Daher sind die Detailfragen, ob nicht in Einzelfällen auch echte Druckwirkungen nachzuweisen sind, und ob Schwendener immer den extrem „mechanistischen" Standpunkt vertreten hat, den ihm einzelne Kritiker zuschieben, für uns unerheblich (vgl. dazu etwa Schwendener 1898). Ich sehe auch davon ab zu erörtern, ob die Belastung der Blütenachse durch die Blütenorgane nach baumechanischen Prinzipien (im streng mechanischen Sinne) geregelt ist, denn diese Frage spielt in der Literatur praktisch keine Rolle.

1. einen allgemein anerkannten „mechanistischen" Begriff für die im physikalischen Sinne mechanisch wirksamen Gewebe, Organe usw.

2. einen nichtmechanistischen Begriff derjenigen Autoren, die ihn für Blattstellungsfragen anwenden, dabei aber die „mechanistische Theorie" Schwendeners für die Lokalisierung der embryonalen Blatthöcker ablehnen.

Dieser letztgenannte Begriff kommt für uns hauptsächlich in Frage. Ich habe allerdings nirgends eine klare Definition, geschweige denn eine Abgrenzung gegenüber dem oben genannten „mechanistischen" Begriff gefunden. Eine kritische Auseinandersetzung ist daher nicht leicht, muß aber im Interesse der Klarheit versucht werden. Es ist auch nicht leicht zu erkennen, wieweit gerade Parallelisierungen der botanisch-mathematischen Probleme mit physikalisch-mathematischen Problemen der heutigen „Mechanik" eine Rolle spielen für die Beibehaltung des Ausdrucks „Baumechanik".

Soviel ist aber wohl für die Verwendung des Begriffes „Baumechanik" bei den heutigen Autoren der Blattstellungslehre zu erkennen: Es handelt sich um den Prozeß, der an Vegetationspunkten die Blatthöcker in wechselnder Lagebeziehung auftreten läßt.

Die „baumechanischen" Mittel sind dann einerseits die entwicklungsphysiologischen Bedingungen, die für einen gegebenen Vegetationspunkt diese Lagebeziehung festlegen, einschließlich der phänotypischen Faktoren, die den einen Vegetationspunkt etwa veranlassen, die Zahl der Blatthöcker eines Kreises von 4 auf 5 zu erhöhen u. dgl. m. „Baumechanik" aber bedeutet andererseits auch die in der Phylogenie erworbenen genotypischen Änderungen, die bei einem Vegetationspunkt nun als erbliche Regelmäßigkeit die Höcker in abweichender Stellung bzw. Zahl erscheinen lassen. Diese „Baumechanik" bezieht sich also auf Lebensprozesse, deren „mechanische" Auflösung mindestens noch nicht nachgewiesen ist. Und schließlich steckt in diesem „baumechanischen" Begriff wohl auch das „idealistisch"-morphologische Korrelat zur phylogenetischen Ableitung einer Pflanzengestalt von ihrer Urform: die „idealistische", d. h. rein gedankliche Ableitung einer gegebenen Pflanzengestalt von der „Idee", dem „Bauplan", dem „Typus".

Kurz, das „baumechanische" Prinzip der heutigen Morphologie ist eines jener unklaren „vergleichend"-morphologischen Prinzipien, die so schwer zu fassen sind, weil man nie recht weiß, auf was sie sich beziehen: auf einen ontogenetischen Prozeß? auf eine gedankliche Ableitung von einer „Idee"? u. dgl. Wir werden daher von diesem Begriffe keine Verwendung machen. Das was sich inhaltlich auf den Naturvorgang bezieht, drücken die genetischen Begriffe (Ontogenie und Phylogenie) vollauf aus.

B. Der einblütige Pulsatillensproß als reduzierter Blütenstand.

In Übereinstimmung mit Parkin (S. 535) betrachte ich die „Einzelblüte" von *Anemone Pulsatilla* als einen reduzierten Blütenstand. Phylogenetischer Ausgangspunkt namentlich für die Ranunculaceenblütenstände ist die „zymöse[1]) Rispe" (Fig. 5), wie sie außerordentlich häufig bei Dikotylen, z. B. auch in der Gattung *Ranunculus*, auftritt, also ein

1) Ich schließe mich in der Begriffsabgrenzung für die Blütenstände an die klaren Definitionen Franks (1887, S. 237 u. 241) an. Wir entgehen so m. E. am besten dem u. a. von Goebel (1931, S. 81) gemachten Vorwurf der „unklaren und unhaltbaren Angaben". „Cymöse" Blütenstände sind damit im Gegensatz zu den „racemösen" durch die voraneilende Terminalblüte charakterisiert.

Blütenstand, der mehrfach verzweigt ist, wie eine typische Rispe, dessen Terminalblüte aber zuerst aufblüht.

Von dieser Urform des Blütenstands leiten sich die einblütigen Pulsatillensprosse durch folgende Veränderungen ab:

Fig. 5. *Ranunculus acer* Blütenstand. Als Beispiel einer zymösen Rispe und phylogenetischen Ausgangsform für Pulsatillensprosse. Aufblühfolge durch Zahlen wiedergegeben. $D_{II} - D_{IV}$ = Tragblätter der zugehörigen blühenden Seitenzweige.

1. Zusammenrücken der drei obersten Blätter als Hochblätter zum Involukrum (vgl. Fig. 6).

2. Unterdrückung der Achselknospen in den Hochblattachseln. Die weitere Verzweigung des Pulsatillensprosses ist, wie schon Irmisch erkannt hat, im allgemeinen beschränkt auf 1—2 darunter stehende Phyllome, die bei den Frühjahrsblüten im allgemeinen als Knospenschuppen ausgebildet sind (vgl. Fig. 6).

Die Begründung für diese Blütenstandsableitung wird in einer gesonderten Arbeit[1]), die sich mit der Gesamtphylogenie der Angiospermenblütenständen befaßt, gegeben werden.

C. Die phylogenetische Herausbildung der Pulsatillenblüte.

Wir können für diese Ableitung ausgehen von einem Kormophytensproß mit spiralig gestellten und gleichmäßig gestalteten Phyllomen. Die phylogenetische Umbildung zu einem einblütigen Pulsatillensproß ist eine ausgesprochene Differenzierung bzw. Arbeitsteilung. Drei relativ selbständige „Elementarprozesse“ (vgl. Zimmermann, 1935b) sind abgewandelt und determinieren entsprechend den abgewandelten Genen am Vegetationspunkt:

1. die Internodienlänge der Achse;
2. die Stellung (Divergenz) der Phyllome;
3. die Gestalt und Anatomie (einschließlich Zellinhalt) der Phyllome.

1) Zimmermann (1935a).

1. Internodienlänge der Achse. An Pulsatillenkeimlingen sind die ersten Internodien also die Internodien zwischen den beiden (als Anomalie drei) Keimblättern völlig unterdrückt. Die Keimblätter stehen daher — wie üblich bei Dikotylen — opponiert bzw. als Quirl.

Auch die darauf folgenden, an Größe und Differenzierung zunehmenden Laubblätter bilden eine Rosette, die im Herbst des 2. Jahres meist mit Niederblättern, den Schuppen der Winter-(Blüten-) Knospe abschließt. Entsprechend dem Rosettencharakter dieser Phyllome sind die Internodien hier gleichfalls stark reduziert.

Fig. 6. Pflanzen von *Anemone Pulsatilla*, zum ersten Male blühend. A normale Frühjahrsblüte (als leichte Anomalie: reduzierte Blattspreite am untersten Niederblatt), B Sommer- bzw. Herbstblüte. Zahlen entsprechen der Reihenfolge der Laub- bzw. Niederblätter in der Grundspirale (Fig. 7).

Dann folgt das erste gut entwickelte Internodium (Blütenstandsstiel). Im Frühjahr, während des Aufblühens und Fruchtens streckt sich das Internodium zwischen den schuppenförmigen (Knospen-)Niederblättern und den darauffolgenden Hochblättern bis zu etwa 20 cm Länge (Fig. 6). Zwischen den 3 Hochblättern selbst sind die Internodien praktisch unterdrückt. Dann kommt das 2. gut entwickelte Internodium; d. h. im Verlaufe der Blüten- und Fruchtentwicklung verlängert sich das Internodium zwischen Hochblättern und Perigonblättern ebenfalls bis auf etwa 20 cm.

Die Internodien zwischen den Phyllomen der Blüte selbst sind wieder äußerst reduziert.

Betrachten wir den mit einer Blüte endenden Pulsatillensproß bzw. die Determinierung seiner Internodienlängen am Vegetationspunkt als Ganzes, so haben wir folgenden rhythmischen Wechsel zwischen kurzen und langen Internodien:

Tabelle 6.

Internodienlängen.

7.	innerhalb der Fruchtblätter	reduziert
6.	„ „ Staubblätter	„
5.	„ „ Perigonblätter	„
4.	„ „ Hochblätter	wohl entwickelt
		fast 0
3.	„ „ Niederblätter	wohl entwickelt
		reduziert
2.	„ „ Laubblätter	„
1.	„ „ Keimblätter	fast 0

Dieser gesetzmäßig festgelegte Rhythmus in der Determination der Internodienlängen bestand bei den *Pulsatilla*-Ahnen einmal bestimmt noch nicht. Er ist also im Verlaufe der Phylogenie der Blüte erworben.

2. Die Stellung (Divergenz) der Phyllome (vgl. Fig. 7). Die weite Verbreitung der Blattstellung in einer Grundspirale mit annähernd der Limitdivergenz der Hauptreihe (ca. 137½°; vgl. z. B. Hirmer[1])) bei den Dikotylen und besonders auch bei den *Ranunculaceen* macht es durchaus wahrscheinlich, daß wir hier eine phylogenetische Ausgangsstellung mindestens für die *Ranales* haben.

Solche spiralige Stellung ist bei den Pulsatillensprossen sowohl in der vegetativen Region wie bei den Sporophyllen erhalten[2]). Dazwischen ist aber ein Abschnitt mit quirlig gestellten Organen (vor allem Hochblättern und Perigonblättern) eingeschaltet. Außerdem unterscheiden sich spiralige und quirlige Abschnitte durch die Zahl der

1) Die Streitfrage, ob diese Spiralstellung genau auf der Limitdivergenz oder auf einer ihr zahlenmäßig nahekommenden anderen Winkelgröße beruht, ist für unsere Probleme unwesentlich. Nach meinen Beobachtungen sind die Winkelgrößen am Vegetationspunkt auch bei prinzipiell unveränderter Blattstellung ja keineswegs gleichförmig (vgl. auch Zimmermann, 1935b).

2) Schon an Keimlingen läuft die Grundspirale bald rechts und bald links herum. Wydler hat dieselbe Erscheinung für erwachsene Pulsatillen festgestellt, und Schoute u. a. bestätigen, daß es sich hier um eine allgemeine Erscheinung handelt.

Auf Einzelheiten der Embryonalentwicklung, soweit sie nicht unmittelbar mit unseren Problemen zusammenhängen, wird in einer gesonderten Arbeit eingegangen.

Organe. In den spiraligen Abschnitten ist die Zahl der Phyllome nicht genauer festgelegt. Nach meinen eigenen Beobachtungen können bereits nach etwa 20 vegetativen Blättern Blüten gebildet werden; die Zahl der typischen Laubblätter kann aber auch mehr als das Doppelte davon betragen. Dagegen ist für die quirligen Organe eine deutliche Normalzahl (3 Hochblätter, 6 Perigonblätter in 2 Kreisen) festzustellen. Das ist wichtig für die Homologisierung der Phyllome zwischen normalen und anomalen Blüten.

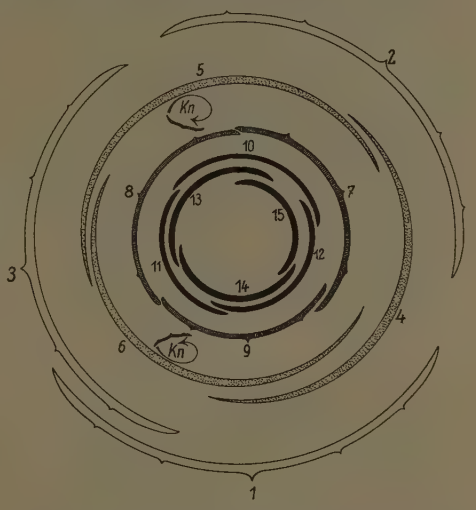


Fig. 7. A Normaldiagramm von *Anemone Pulsatilla* (Frühjahrsblüte), Schema. 1—3 Laubblätter (vom vorigen Sommer, im Frühjahr verwelkt); 4—6 Niederblätter (Knospenschuppen der Winterknospe); 7—9 Hochblätter des Involukrums; 10—15 Perigonblätter. kn Achselknospen, deren erstes Blatt und Drehungssinn der Grundspirale angegeben sind.

Ausgehend von den genannten 9, in Quirlen stehenden Blättern können wir daher an der Sproßachse bestimmte Phyllomplätze festlegen. Diese habe ich, einschließlich der vorangehenden 6 vegetativen Blätter, zur besseren Übersicht in allen meinen Zeichnungen und Diagrammen von unten nach oben als Platz Nr. 1—15 ff. fortlaufend nummeriert.

Nr. 1 bis 6: die obersten 6 Phyllome der vegetativen Region (davon sind, falls typische Winterknospen gebildet werden, mindestens die 3 obersten als Schuppenblätter entwickelt, die übrigen als Laubblätter);
„ 7[1]) „ 9: die 3 Hochblätter;
„ 10 „ 12: die 3 Perigonblätter des äußeren Kreises;
„ 13 „ 15: die 3 Perigonblätter des inneren Kreises.

Bereits bei den Knospenschuppen beobachteten wir eine Annäherung der Divergenz an 120°, also an die Quirlstellung; eine Annäherung, die dann im Hochblattkranz und im Perigon immer deutlicher wird. Dabei stehen die Hochblätter und Perigonblätter im großen und ganzen jeweils auf Lücke (Fig. 7 und 14 sowie Tab. 7).

1) Um auch bei Anomalien eine Vergleichsbasis zu haben, wurde dies Hochblatt (Platz Nr. 7) — willkürlich — als „ruhender Pol" gewählt.

Ich will vorwegnehmen, wie diese Quirlstellung nach meiner Ansicht phylogenetisch aus der Spiralstellung entstanden ist: Zwischen je 2 aufeinanderfolgenden Quirlen wird die Divergenz auf 180° erhöht, bzw. sie nähert sich sehr diesem Betrag (genaue Zahlenangaben vgl. Tab. 7 und Fig. 8). Das unterste Hochblatt steht also einigermaßen opponiert dem obersten Schuppenblatt, das unterste Perigonblatt steht nahezu opponiert dem obersten Hochblatt, und das unterste Perigonblatt des inneren Kreises steht opponiert dem obersten Perigonblatt des äußeren Kreises.

Tabelle 7.

Divergenzwinkel im blühenden Pulsatillensproß.

Platznummer	Winkelwerte gemessen (Fig. 9 B)	Winkelwerte berechnet für Quirlstellung
7		
	152	120
8		
	115	120
9		
	168	180
10		
	117	120
11		
	123	120
12		
	178	180
13		
	112	120
14		
	124	120
15	Sa. 1089	1080

Innerhalb der 3 Quirle wird dagegen die Divergenz ungefähr auf 120° erniedrigt.

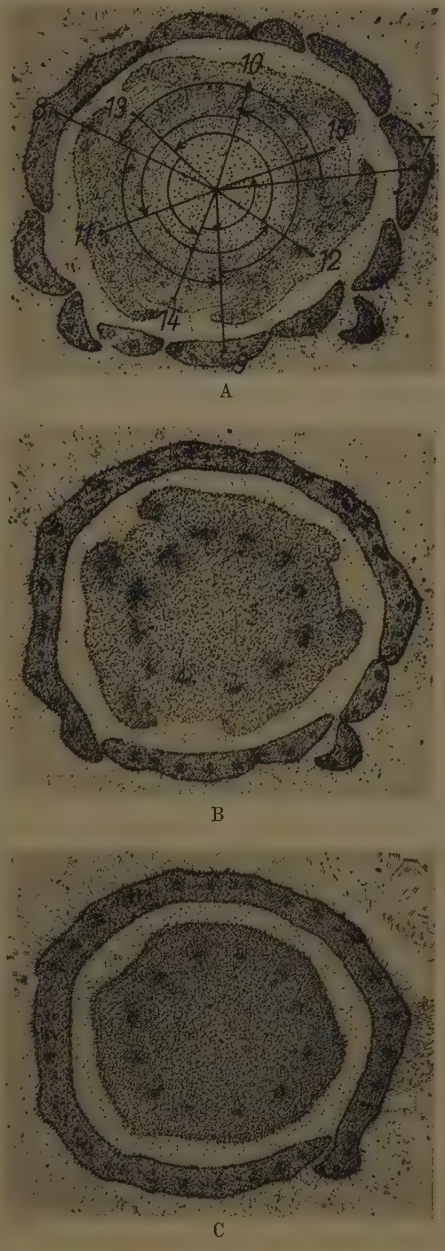
Es ist wichtig, daß bei dieser Vermehrung bzw. Verminderung der einzelnen Divergenzgröße die Gesamtsumme der Divergenzen sich relativ wenig ändert. Die 8 Divergenzen innerhalb der 9 quirlig gestellten Blätter (Hochblätter und Perigonblätter) machen für die Limitdivergenz von 137½° zusammen den Betrag von 1100° aus. Bei streng quirlig-alternierender Stellung würde sich dieser Betrag auf 1080° erniedrigen. Die tatsächlich gemessenen Werte stehen stets zwischen diesen beiden Größen. An dem in Fig. 8 und Tab. 7 wiedergegebenen Beispiel betragen sie 1089°, weichen also sowohl von dem Wert der Limitdivergenz wie von dem Wert der Quirstellung um weniger als 1% ab.

Auch die Einzelwerte der Divergenz entsprechen selbst an den Vegetationspunkten noch keineswegs ganz genau den in streng alternierenden Quirlen zu erwartenden Zahlen (vgl. Tab. 7). Für unsere phylogenetische Frage ist dabei wichtig, daß die gemessenen Winkelwerte meist zwischen der für Quirlstellung zu erwartenden Größe und der Limitdivergenz liegen. Mit anderen Worten die phylogenetische Umbildung von der Limitdivergenz zu den Divergenzen der Quirlstellung ist nur unvollständig durchgeführt.

Ferner gleichen die Divergenzen zwischen den Leitbündeln im allgemeinen im stärkeren Maße den ursprünglichen Limitdivergenzen, als sich

das aus der Blattstellung selbst ergibt. Die Leitbündel erscheinen daher oft geschleppt, d.h. entsprechend einer Spiralstellung der zugehörigen Blätter verschoben (vgl. z. B. die im Sinne des Uhrzeigers verschobenen Leitbündel der Fig. 8 B, Blätter 13 und 14). Ähnliches hat z. B. Schoute 1932 für die *Caryophyllaceen*-Dekussation ausgeführt.

Es mag überraschend klingen, daß hier bei Quirlen von „untersten" Blättern usw. gesprochen wird. Bei genauer Beobachtung namentlich am Vegetationspunkt, aber auch bei älteren Stadien, kann man vor allem für den Hochblattquirl feststellen, daß die Blätter keineswegs genau auf gleicher Höhe stehen[1]). Am deut-



A

B

C

1) Goebel 1884, S. 288 hat für Ranunculaceen eine azyklische Anordnung der Hochblätter innerhalb eines Involukrums vermutet, und Bitter (1897, S. 236) hat für *Anemone nemorosa*, wo die Spiralstellung sehr deutlich ist, auf die ungleich hohe Inserierung der Hochblätter hingewiesen. Vgl. auch Fig. 9, wo das kleinste, oberste (nach unten gezeichnete) Blatt jeweils deutlich höher als die beiden anderen sitzt.

Fig. 8. A—C 3 aufeinanderfolgende Schnitte durch eine Blütenstandsknospe. Die Zahlen und Striche in A kennzeichnen die Mittelpunkte der Blätter in Übereinstimmung mit Fig. 7; die Ringpfeile geben die Divergenzen an.

lichsten bei Anomalien (vgl. unten S. 200) läßt sich, auch im fertigen Kranz der Hochblätter, eines als besonders großes, unterstes Hochblatt erkennen, das dann mit seinem kathodischen Rand den anstoßenden Rand des obersten (meist kleinsten) Hochblattes überdeckt. Aber auch an normalen Involukren ist ein schwaches Übergreifen, wie in Fig. 8, regelmäßig zu beobachten. Dadurch ist das unterste (Platz Nr. 7) und das oberste (Platz Nr. 9) Hochblatt kenntlich.

Das diesem obersten Hochblatt gegenüberstehende unterste Perigonblatt (Platz Nr. 10) ist zwar bei Normalblüten von den anderen der Gestalt nach kaum zu unterscheiden. Um so deutlicher tritt es bei Anomalien (vgl. unten S. 205 ff.) durch seinen Übergangscharakter zu den Hochblättern hervor und bestätigt so unsere Ableitung des 3gliedrigen Quirls von einer Spirale durch Erhöhung bzw. Erniedrigung der Limitdivergenz.

Machen wir uns die entwicklungsphysiologischen Veränderungen für den gesamten Vegetationspunkt klar! Bei gleichmäßig spiraliger Ausgliederung der Phyllome erfolgt die Determination aller Phyllomanlagen in einem einheitlichen Rhythmus, der in der Internodienlänge und Divergenz räumlich festgelegt ist. D. h. eine bestimmte Zellgruppe, die um eine Internodienlänge höher liegt, und die seitlich meist um die Limitdivergenz ($137^1/_2{}^0$) von der zuletzt determinierten Phyllomanlage entfernt ist, erhält die Determination, als Anlage des neuen Phylloms auszuwachsen.

An den nach unserer Annahme durchweg spiralig gestellten Sprossen der Dikotylenahnen bleibt dieser Determinationsrhythmus auch in der Blütenregion erhalten. Für die Nachfahren mit quirlig gestellten Blütenphyllomen, wie z. B. für die Pulsatillen, wird der Determinationsrhythmus, der noch die vegetative Region und die Region der Sporophylle beherrscht, während der Bildung der quirlig gestellten Blütenphyllome modifiziert. Die Determinationsreize für die einzelnen Phyllomhöcker werden in der oben genannten Weise (Erhöhung des Divergenzwinkels bis auf 180°, oder Erniedrigung bis auf 120°) verschoben; sie treffen nun Zellgruppen, die gegenüber den spiralgestellten Blattanlagen seitlich benachbart sind[1]).

Kurz, meine Hypothese zur Erklärung der phylogenetischen Entstehung von Blütenquirlen besagt, daß die Determinations-Reizprozesse, welche Zellgruppen zum Auswachsen als Phyllomanlage veranlassen, im Verlaufe der phylogenetischen Wandlung um wenig (selten um mehr

1) Abgesehen von den oben (S. 185) genannten Änderungen der Internodienlänge.

als $^1/_{10}$ des Vegetationskegelumfanges) seitlich verschoben werden, so daß sie am Vegetationspunkt räumlich anders gelagerte Zellgruppen treffen. Auch hier wird man — was namentlich aus den unten besprochenen Anomalien hervorgeht — die Determinationsrhythmen in ihrem Zusammenhang betrachten müssen.

Die Begründung dieser phylogenetischen Ableitung ergibt sich in der Hauptsache aus dem Vorstehenden. Ich fasse sie nochmals zusammen:

1. Die Ableitung der quirligen Blattstellung von der spiraligen durch Verschieben der determinierenden Reizprozesse bedeutet die geringfügigste Änderung von allen bisher vorgetragenen Hypothesen. Wir kennen auch aus der Reizphysiologie heute analoge Fälle von seitlicher Verschiebung eines determinierenden Reizprozesses. Es sei nur an die Winde- und Rankenbewegung mit ihrem „Zyklotropismus" (bzw. „Lateraltropismus") erinnert (vgl. z. B. Zimmermann 1931 b, S. 35), bei der auch die Determinationsreaktion, d. h. die Längenausdehnung einer Flanke auf einen Schwere- oder Lichtreiz hin seitlich verschoben wird. Auch ganz „normale" Vegetationspunkte zeigen überdies durch die üblichen individuellen Variationen kleine seitliche Verschiebungen.

2. Die Gesamtänderung des Divergenzwinkels für die 3 Quirle ist verschwindend klein (kaum 1%).

3. In den heutigen Blüten (sowohl in den normalen, wie verstärkt in den anomalen) zeigen sich Anklänge an die ehemalige Stellung, die kaum anders als auf eine unvollständige Verschiebung des Determinationsreizprozesses zurückgeführt werden können.

Die Diskussion der vorstehenden Hypothese mit den bisherigen Hypothesen ist erschwert durch die mehrfach erwähnte Tatsache, daß es bisher kaum phylogenetisch formulierte Blattstellungstheorien gibt. Auch ist gerade die Stellung in den 3 zähligen Quirlen der Ranunculaceen relativ wenig behandelt worden (vgl. die oben zitierte Literatur). Es läßt sich aber — wie ich anderweitig gezeigt habe (Zimmermann, 1935 b) — unsere Vorstellung von der phylogenetischen Ableitung durch seitliche Verschiebung des Determinations-Reizprozesses auch auf andere Quirlstellungen übertragen, etwa auf die 5zähligen (sowohl haplostemone wie diplostemone wie insbesondere auch obdiplostemone) Blütenquirle, ferner auf die komplizierteren Fälle wie die Ableitungen der Polygonaceendiagramme, ja sogar auf die Zusammenhänge der Blattstellungen bei fossilen Formen wie den Calamitaceen und Verwandten, die in der vegetativen und in der fertilen Region bald superponierte bald alternierende Blattstellung zeigen.

3. Gestalt und Anatomie der Phyllome. Betrachten wir erst den äußeren phylogenetischen Entwicklungsgang, soweit er sich in vollentwickelten Formen kundgibt. Als eine Urform kommt auf Grund der Fossilbefunde sicherlich ein einheitliches Phyllom[1]), das gleichzeitig

1) Genauer gesagt: ein „Telomstand".

als Trophophyll und als Sporophyll funktionierte (also im Prinzip wie bei den heutigen Formen), in Frage. Wir brauchen aber für unsere Probleme nicht bis auf diese ganz primitive Urform zurückgehen. Wir können als Ausgangsform zurückgehen auf Ahnen, die bereits deutlich differenzierte Trophophylle und (terminal in einer Blüte vereinigte) Sporophylle hatten.

Aber nach den Fossilbefunden solcher altertümlichen „Blüten" fehlten diesem Typ zunächst besondere Blütenhüllen zwischen den Trophophyllen und Sporophyllen. Wir dürfen darum für frühe Pulsatillenahnen das Stadium perigonloser Blüten annehmen, bei denen die Phyllome noch in indeterminierter Zahl eine gleitende Reihe[1]) von vegetativen Phyllomen (Trophophyllen) zu Sporophyllen bildeten. Erst im Laufe der Phylogenie stellte sich dann allmählich die heutige scharfe Separation ein. Dabei traten an Stelle der gleitenden Übergangsbildungen einfache oder mehrfache Blütenhüllen einschließlich der Hochblätter und Nektarien auf. Die Hauptgruppen dieser bei *Anemone Pulsatilla* ausdifferenzierten Phyllome haben wir in Tab. 6 (S. 186) zusammengefaßt.

Die entscheidende phylogenetische Änderung betrifft auch hier den Vegetationspunkt als Ganzes. Statt des einmaligen kontinuierlichen Wechsels seines determinierenden Charakters bei den Ahnen erwarb der Vegetationspunkt die Fähigkeit zu mehrmaligem Determinationswechsel, und zwar tritt dieser Wechsel bei der normalen *Pulsatilla* jeweils schlagartig nach einer ganz bestimmten Zahl ausgegliederter Phyllome ein.

Wahrscheinlich haben die *Ranales* diese Merkmale der Separation und der zahlenmäßigen Festlegung polyphyletisch erworben. Eine spezielle Homologisierung bestimmter Blütenkreise, wie der Blütenhüllen, von Gattung zu Gattung (z. B. zwischen *Ranunculus*, *Anemone*, *Magnolia* und *Aconitum*) scheint daher kaum möglich. Der vielfach heftige Streit, wie man das Perianth von *Anemone*, *Ranunculus* usw. „richtig" zu benennen habe (Kelchblätter, Honigblätter u. dgl.) ist daher kein phylogenetischer Streit, sondern für uns lediglich ein technisch-nomenklatorisches Problem[2]).

Was für Einzelprozesse spielten sich nun im Gefolge dieser phylogenetischen Wandlung am heutigen Vegetationspunkt von *Anemone*

1) Derartige gleitende Reihen finden wir ja heute noch z. B. bei *Helleborus* und *Nymphaea*, wenn auch hier die Übergangsbildungen deutlich die Gestalt eines Perianths angenommen haben.

2) Vgl. Zimmermann, 1935b.

Pulsatilla ab? Die embryonalen Anlagen aller Blattgebilde bei *Pulsatilla* bilden einen breiten Wulst ähnlich den Perigonblättern der Fig. 8 B. Bei der Weiterentwicklung z. B. zu Laubblättern entstehen dann am vorderen Blattrand die Zipfel. Für die schuppenähnlichen Niederblätter der Winterknospe (vgl. Fig. 6 A) unterbleibt, wie bei allen derartigen Schuppenblättern, im allgemeinen diese Ausgliederung der Zipfel. Sie behalten die Embryonalgestalt mit dem breiten Ansatz an der Sproßachse und wachsen als Ganzes in die Länge. Immerhin sind Rudimente von Blattspreiten auch an diesen Niederblättern so häufig (vgl. Fig. 6 A), daß ich sie in den Anomalieuntersuchungen (s. unten S. 196 ff.) nicht besonders behandelt habe (vgl. dazu auch Irmisch, Goebel und Penzig).

Bei den 3 normalen Hochblättern sind diese ungeteilten basalen Blattabschnitte im allgemeinen zum kelchähnlichen Involukrum verwachsen (Fig. 8 B), das dann am vorderen Ende die Zipfel trägt (Fig. 8 A). Diese Zipfel stehen zwar entsprechend der phylogenetischen Ausgangsform der Dikotylenblätter noch einigermaßen in fiedriger Anordnung, wie man bei genauer Beobachtung feststellen kann (vgl. Fig. 9 C u. D)[1]). Das ganze Hochblatt bleibt aber offensichtlich gestaucht wie das embryonale Laubblatt, so daß es einen mehr fingerförmigen Verzweigungstyp darstellt.

Für den phylogenetischen Zusammenhang der Laubblätter und der Hochblätter, d. h. für die Annahme, daß es sich um Differenzierung ursprünglich gleichartiger Phyllome handelt, spricht u. a. ihre übereinstimmende erbliche Beeinflußbarkeit. Die erblichen Unterschiede der Laubblattgestalt zwischen West- und Ostrassen (z. B. zwischen *Anemone Pulsatilla* ssp. *germanica* und ssp. *grandis*, vgl. Zimmermann 1932 b und 1934 b) wiederholen sich auch bei den Hochblättern. Die Hochblattzipfel der Westrassen (ssp. *germanica*) sind zahlreicher und schmäler als die der Ostrassen (ssp. *grandis*), wie das Tab. 8 und die Fig. 9 C und D erläutern.

Die Perigonblätter sind dann wieder ähnlich wie die Niederblätter dadurch charakterisiert, daß die ungeteilte Embryonalform erhalten bleibt. Anomalerweise werden allerdings auch hier Zipfel ausgegliedert (vgl. Fig. 15, S. 210).

An Normalsprossen von *Anemone Pulsatilla* ist eine recht scharfe „Separation" der einzelnen Phyllome typisch; d. h. die herausdifferenzierten Laubblätter, Nieder- und Hochblätter, Perigonblätter und Sporophylle lösen einander ohne Übergangsbildungen ab. Bei den experimentell erzeugten Anomalien waren dagegen Übergangsbildungen, wie wir sie

1) Über die bemerkenswerte Ontogenie der Blätter wird anderweitig berichtet.

Tabelle 8.

Durchschnittliche Zipfelzahl des Hochblattkranzes (gleichalte P- u. F_1-Pflanzen)[1]).

P-Pflanzen, Messungen vom Mai 1928	
ssp. *germanica* Stammpflanze 3, 17, 18, 19 **49,0**	ssp. *grandis* Stammpflanze 4, 14, 15 **17,3**

F_1-Pflanzen, Messungen vom Mai 1932		
ssp. *germanica* × *germanica* **43,2**	ssp. *germanica* × *grandis* **25,4**	ssp. *grandis* × *grandis* **18,5**

noch schildern, sehr häufig und standen immer an der zu erwartenden Stelle der Grundspirale, d. h. die Übergangsbildungen vermittelten auch in der Stellung zwischen den beiden Phyllomgruppen.

Wenn man scharf beobachtet, kann man übrigens auch bei normalen Blüten feststellen, daß das jeweils 1. Phyllom einer Differenzierungsgruppe an die vorangehende Differenzierungsgruppe anklingt und damit die Separation abschwächt. Wir wiesen schon darauf hin, daß das unterste Hochblatt (Platz Nr. 7) meist das größte ist, d. h. die meisten und längsten Zipfel aufweist. Das 2. Hochblatt (Fig. 8 A, Platz Nr. 8) besitzt zwar in der Regel annähernd dieselbe Größe. Dagegen ist das 3. Hochblatt (Platz Nr. 9) durchweg erheblich kleiner. Die geringe Größe des 3. Hochblattes und die Überdeckung seines Randes durch das 1. Hochblatt (vgl. z. B. Fig. 8) sind die technisch günstigsten Handhaben, um die Stellung der Phyllome in den Quirlen der Blütenregion zu erkennen.

Die Stellung des 3. Hochblattes ist deshalb wichtig, weil es mit dem ihm opponierten und, wie wir sehen werden, ebenfalls ausgezeichneten untersten Perigonblatt (Platz Nr. 10) eine Symmetrieebene durch die ganze Blüte festlegt (Fig. 14 A), die uns noch beschäftigen wird.

Innerhalb der gleichartigen Organgruppen ist ferner noch die zweitoberste Knospenschuppe (Platz Nr. 5) besonders differenziert. Aus ihren Achseln verzweigt sich im allgemeinen die Pflanze. D. h. wir finden hier Knospen, die entweder (im frühesten Frühjahr) sehr rasch einblütige Blütenstände liefern, oder (das gilt namentlich für die erst im Frühjahr angelegten und im Sommer auswachsenden Knospen): die Knospen der beiden obersten Schuppen (bzw. der auf Platz Nr. 5 u. 6 stehenden Phyllome) entwickeln zunächst rein vegetative Triebe und schließen in der Regel erst im nächsten Frühjahr mit einer

1) Es sind die gleichen Pflanzen wie in Tab. 3 verwendet.

Terminalblüte ab. Das ganze Sproßsystem von *Anemone Pulsatilla* besitzt also auch im Normalfall als Ganzes (ähnlich manchen „*singulary flowers*" nach Parkin) einen dichasialen Charakter.

Auch die normale Morphologie von *Pulsatilla* zeigt also eine Reihe von Anklängen an die phylogenetische Urform, an den Kormophytensproß mit

terminal zusammentretenden Sporophyllen, aber allgemein mit spiraligen Phyllomen und mit

Seitenzweigen als Achselsprosse dieser Phyllome.

Die normale Gestalt von *Anemone Pulsatilla* hat sich phylogenetisch aus dieser Grundform durch folgende besonders wichtige Änderungen herausdifferenziert:

1. Reduktion aller Seitenzweige bis auf die zwei Seitenäste aus den beiden obersten Schuppenblättern (oder den an ihrer Stelle stehenden Phyllomen, vgl. Fig. 6 B und unten S. 202);
2. Angleichung an die Quirlstellung in der Blütenregion;
3. Differenzierung der Phyllome in der soeben geschilderten Weise.

Wie so oft, kann man Zwischenglieder dieser phylogenetischen Umbildungsreihe auch für Pulsatillen innerhalb ihres Verwandtschaftskreises, d. h. innerhalb der Familie der Ranunculaceen finden. Z. B. veranschaulicht *Ranunculus acer* (Fig. 5) in einer Reihe von Merkmalen sehr gut, welche Zwischenglieder auf dem Wege zum Blütenstand der *Anemone Pulsatilla* durchlaufen sein mögen. Der Blütenstand von *Ranunculus acer* ist noch eine typische „zymöse"[1]) Rispe. Die basalen Tragblätter sind typische Laubblätter. Die oberen Tragblätter nehmen aber schon deutlich den Charakter von Hochblättern an. Im übrigen sind sämtliche Tragblätter noch durch wohl entwickelte Internodien getrennt. Auch haben die Seitensprosse (wie vielfach bei Ranunculaceen) bei *Ranunculus acer* dichasialen Charakter. Das ist wichtig, weil wir auch in der Gattung *Anemone* (z. B. bei *Anemone narcissiflora* und *ranunculoides*, ja selbst bei anomalen Blütenständen von *Anemone Pulsatilla*, Fig. 12) dichasial blühende Sprosse beobachten können.

Reduktion der Seitenzweige und Zusammenschluß der Hochblätter durch Internodienverkürzung führt dann von der zymösen Rispe bei *Ranunculus* zum Blütentyp von *Pulsatilla*.

1) Vgl. über diese „zymöse" Rispe" als phylogenetische Urform Zimmermann, 1935a.

Zwischenglieder auch dieser Phyllomumbildung sind innerhalb der Ranunculaceen leicht aufzuführen. Insbesondere sei hier eine gleitende Reihe von Hochblättern innerhalb der Gattung *Anemone*, beginnend mit den durchaus laubblattähnlichen Hochblättern von *Anemone nemorosa*, bis zu den einfachen kelchähnlichen Hochblättern von *Anemone hepatica* aufgeführt (Fig. 9)[1].

Fig. 9. zum Involukrum vereinte Hochblätter von A *Anemone nemorosa* (1/3 nat. Gr.); B *Anemone ranunculoides* (nicht ausgewachsen) (1/3 nat. Gr.); C *Anemone Pulsatilla* ssp. *germanica* (Herbstblüte) (1/3 nat. Gr.); D *Anemone Pulsatilla* ssp. *grandis* (1/3 nat. Gr.); E *Eranthis hiemalis* (2/3 nat. Gr.); F *Anemone hepatica* (2,7 nat. Gr.).

Im übrigen fehlt bei der Gattung *Anemone* bekanntlich die Differenzierung der Perigonblätter in Kelch- und Kronblätter.

Weiter auf diese Frage einzugehen ist erst möglich, wenn wir die Einzelheiten der Anomalien in Untersuchung III besprochen haben.

Genetische Untersuchungen an Pulsatilla III.
Blütenstands- und Blütenanomalien von *Anemone Pulsatilla.*

Anomalien sind ein klassisches, von Goethe bis heute viel behandeltes und viel umstrittenes Objekt der botanischen Morphologie.

1) Goebel (1884, S. 288) hat schon auf diese Reihe hingewiesen. Das unterste Seitenfiederpaar I. Ordnung ist bei solchen Hochblättern z. B. von *Anemone nemorosa* — wie vielfach bei Fiederblättern der Angiospermen — ziemlich selbständig ge-

Gerade wegen der wechselnden Behandlung, die die Anomalien in der Morphologie erfahren haben, und wegen der sich daraus ergebenden zahlreichen Mißverständnisse, muß nochmals unser Grundziel unterstrichen werden: die wirklichkeitsgetreue Beschreibung der in der Natur ablaufenden genetischen Prozesse[1]).

Was für Spezialprobleme stellen uns da die Anomalien, und wie helfen sie zu allgemeineren genetischen Erkenntnissen?

In den Anomalien durchflicht sich ontogenetisches und phylogenetisches Geschehen besonders auffällig. Wie alle anderen Organismengestalten sind auch die Anomalien Endglieder des hologenetischen Prozesses. D. h. genau wie normale Gestalten sind auch die Anomalien bedingt durch die Gesamtheit der im Laufe ihrer ontogenetischen Gestaltung wirksamen Faktoren. Und genau wie bei normalen Gestalten können wir unter diesen Anomalie-bedingenden Faktoren eine besondere Gruppe herausheben: die Erbfaktoren, das Erbgut, das auch in anomal gestalteten Pflanzen ein Produkt der phylogenetischen Entwicklung ist. Bis dahin ist also kein Unterschied zwischen normalen Gestalten und Anomalien.

Die genetischen Hauptprobleme, die gerade die Anomalien aufwerfen, ergeben sich aus dem Vergleich mit normalgestalteten artgleichen Vertretern. Spiegeln die Anomalien deutlicher als die Normalformen die Ahnengestalt wieder? Sind sie also „Atavismen", die uns über den phylogenetischen Entwicklungsvorgang belehren?

Und wenn ja, welche heutigen Faktoren bedingen dann das Auftreten solcher abweichenden Formen?

Oder sind umgekehrt die normalgestalteten Formen die „ursprünglichen", wie das z. B. Masters (S. 21) annahm?

Man sieht, wenn wir uns über die Beziehungen der Phylogenie zur Ontogenie grundsätzlich klar sind, sind diese Fragen an die Phylogenetik und Ontogenetik voneinander unmittelbar selbständig[2]). Die Erkenntnis beispielsweise, daß irgendeine Anomalie mit einer Verschlechterung der ontogenetischen Lebensbedingungen zusammenhängt

worden. Selbständig ist meist auch das katadrom ausgebildete basale Fiederblättchen II. Ordnung. So wirken diese Blätter 3—5teilig.

1) Auch die „allgemeinen" morphologischen „Gesetze", die sich aus gleichsinnigen genetischen Abläufen ergeben, oder die experimentelle Faktorenanalyse gründen letzten Endes in dieser Beschreibung. Wenn sich diese Beschreibung nicht inhaltlich lediglich auf Naturprozesse bezieht, sind auch die allgemeinen Schlüsse keine objektiv-naturwissenschaftlichen Schlußfolgerungen (vgl. Zimmermann, 1934c).

2) Vgl. dazu unten S. 214ff.

(eine „Hemmungsbildung" darstellt), steht nicht in Widerspruch mit der Annahme, daß sie in bestimmten Merkmalen die phylogenetischen Ahnenzustände widerspiegelt. Und genau das gleiche gilt für die entgegengesetzten Aussagen.

Überhaupt vereinfachen sich die meisten grundsätzlichen Streitfragen erheblich, sobald wir uns an eine strenge Beschreibung der in der Natur gegebenen Vorgänge halten.

Die Pulsatillen eignen sich, abgesehen von den einleitend (S. 162) geschilderten allgemeinen Vorzügen, auch besonders zur Analyse von Anomalien. Zunächst ist ein großer Vorzug, daß wir bei bestimmten, noch zu schildernden Versuchsbedingungen eine außerordentlich große Zahl leicht erkennbarer Anomalien erhalten. Wir sind in der selten glücklichen Lage, die Erzeugung von Anomalien experimentell gut in der Hand zu haben. D. h. wir erhalten aus unseren Erblichkeits- und Kulturergebnissen Fingerzeige über die entwicklungsphysiologischen Beziehungen bei der ontogenetischen Entstehung solcher Anomalien.

Andererseits übersehen wir bei den Pulsatillen auch klar den Großablauf der phylogenetischen Wandlung zu den heutigen Gestalten (vgl. oben S. 178ff.). Wir können somit hier die grundsätzliche Frage des Zusammenhangs zwischen phylogenetischer und ontogenetischer Wandlung klären helfen, worauf wir einleitend (S. 159ff.) schon hingewiesen haben.

Im großen Meinungskampf um die Anomalien haben sich allmählich wenigstens einige Grundsätze soweit herausgeschält und allgemein durchgesetzt, daß wir sie nicht mehr diskutieren müssen.

Der erste Grundsatz betrifft die Wertfrage. Hier ist man sich heute allgemein einig, daß „anthropozentrische" Werturteile, wie sie die Bezeichnungen „Monstrosität", „Teratologie" usw. nahelegen, auszuscheiden haben. Die „idiozentrischen" Wertfragen, also die Fragen, wieweit Anomalien der betreffenden Pflanze selbst nutzen oder schaden, spielen zwar dann eine Rolle, wenn es sich um die entwicklungsphysiologische Frage handelt, ob die Anomalien eine „Hemmungsbildung" oder dgl. sind. Sie sind natürlich auch beim Problem der kausal-phylogenetischen Faktorenanalyse („Auslese") wichtig.

Aber bei der Abgrenzung des Begriffs „Anomalie" müssen wir nicht nur die anthropozentrischen, sondern, um Zirkelschlüsse zu vermeiden, auch alle idiozentrischen Werturteile beiseite lassen. Anomalie bedeutet daher für uns nur Regelwidrigkeit, Abweichung von der Normalgestalt. Sie ist eine statistische Feststellung. Da wir im folgenden nur auffällige und an Wildpflanzen sehr seltene (wohl allgemein mit $< 1\%$ vertretene) Anomalien behandeln, ist eine prinzipiell mögliche, zahlenmäßige Abgrenzung des Begriffs Anomalie überflüssig.

2. Es ist unwahrscheinlich und mindestens unbewiesen, daß die anomalen Organe, so wie sie heute auftreten, im allgemeinen den Ahnengestalten ganz genau gleichen. Zur Diskussion steht aber, wie oben erwähnt, ob das gegenüber der Normalgestalt unterscheidende Merkmal ursprünglich ist.

A. Schilderung der Anomalien.

Die Schilderung soll in der Reihenfolge der Phyllome von unten nach oben vor sich gehen. Anomalien können jedes einzelne der oben (S. 186, Tab. 6) zusammengestellten Phyllome betreffen.

Die älteren Literaturangaben über Anomalien bei der Untergattung *Pulsatilla* sind nicht sehr zahlreich und in der Hauptsache bei Penzig (S. 7ff.) sowie in systematischen Werken wie etwa bei Ascherson und Gräbner Bd. 5_3 zusammengestellt. Neuerdings hat auch Schöffel einige Blütenanomalien, ohne eingehende Analysen, erwähnt. Soweit nichts ausdrücklich vermerkt ist, beziehen sich die Angaben der folgenden Anomalien alle auf *Anemone Pulsatilla* in ihren verschiedenen Formen (insbesondere ssp. *grandis*, *germanica* und *serotina*) nach eigenen Beobachtungen.

1. Internodienstreckung innerhalb der vegetativen Blattrosette (Fig. 10).

Der Hochblattkranz erscheint hier verstärkt durch vegetative Blätter. D. h. die Streckungszone des Sproßachseninternodiums ist verlagert. Das entwickelte Internodium befindet sich nicht wie normal zwischen Laubblattrosette (bzw. Niederblättern) und Hochblättern, sondern innerhalb der Laubblattregion selbst. Dagegen unterbleibt die Internodienstreckung unmittelbar unterhalb der Hochblätter.

Fig. 10. *Anemone Pulsatilla*, Blütenstandsanomalie. Überzählige verlaubte Hochblätter mit überlangen „Internodien" vgl. Text.

Diese Anomalie ist nur möglich an Herbstblüten, welche ohne Knospenschuppen von den Laubblättern sofort überleiten zu den Hochblättern. Mit mehr als 2 (d. h. 3 oder 4) emporgehobenen Laubblättern fand ich sie zweimal an Bastarden der Kreuzung ssp. *grandis* × ssp. *germanica*. Beide Male waren dabei interessanterweise auch die beiden untersten emporgehobenen Laubblätter, also die Blätter, die oben dem vergrößerten Achseninternodium ansaßen, anomal gestaltet (Fig. 10). Die Internodienstreckung der Sproßachse übertrug sich nämlich auch auf den internen Aufbau des Blattes, insbesondere auf die „Inter-

nodien"länge in diesen gefiederten Laubblättern. Die „Internodien" zwischen den beiden untersten Fiederpaaren 1. Ordnung messen an normalen Laubblättern im allgemeinen 30—60 mm. In diesen emporgehobenen Laubblättern waren sie aber bis zu 163 mm lang. Also eine Steigerung der „Internodien"länge auf ungefähr das dreifache. Und auch die übrigen „Internodien" der basalen Blatteile waren überlang. Wir kommen bei der entwicklungsphysiologischen Besprechung auf diese interessante Tatsache zurück.

Wenn nur wenige (1—2) Laubblätter emporgehoben wurden (Fig. 13 C), was gleichfalls relativ selten beobachtet wurde, nahmen diese Blätter, die völlig in der Grundspirale der basalen Rosettenblätter standen, eher den Charakter der Hochblätter an. Von einer ausgeprägten „Internodien"streckung innerhalb des Laubblattes war nichts zu beobachten.

Als ein gewisses Gegenstück zu dieser Anomalie sei das bei Herbstblüten relativ häufige Kurzbleiben aller Achseninternodien unterhalb der Hochblätter erwähnt. Die Hochblätter gliedern sich so wie Knospenschuppen der Laubblattrosette an. Da auch der eigentliche Blütenstiel meist kurz bleibt, haben wir fast völlig am Boden sitzende Blüten.

2. Voneinander getrennte Hochblätter („Adesmie" der Hochblätter).

Auch diese Anomalie beobachtete ich regelmäßig bei Herbstblüten. Namentlich in schwacher Ausprägung ist sie hier außerordentlich häufig. Die Hochblätter erscheinen gleichzeitig mit ihrer Isolierung wieder deutlicher spiralig gestellt. Das führt dazu, daß sie sich mit ihren Rändern vielfach besonders stark überdecken. Insbesondere wird die Überdeckung des untersten Hochblattes über den benachbarten Rand des obersten Hochblattes auffällig. Diese Überdeckung kann soweit gehen, daß das 3. Hochblatt ganz innerhalb des von den beiden anderen Hochblättern gebildeten Involukrums zu sitzen kommt.

Diese Anomalie ist eine eindeutige Rückdifferenzierung. Durch die Trennung („Adesmie") sowie durch den Verlust der Quirlstellung verlieren die Hochblätter ihre charakteristischen Eigenschaften und gleichen sich der vegetativen Region (insbesondere den Knospenschuppen) oder überhaupt der Ausbildungsweise der übrigen Phyllome an. Auch in ihrer äußeren Gestalt werden diese isolierten Hochblätter meist recht schuppenähnlich, dadurch daß der nicht in Zipfel aufgelöste Blattgrund recht mächtig entwickelt ist.

3. Laubblattähnliche Hochblätter („Phyllodie" der Hochblätter, Fig. 11).

Es ist ja unverkennbar, daß durch diese Anomalie die Arbeitsteilung bzw. Differenzierung der Blätter in Laub- und Hochblätter verwischt ist. Das unterste, also den Laubblättern am nächsten sitzende Hochblatt ist in der Regel am laubblattähnlichsten. Auch hier handelt es sich um eine typische Herbstanomalie. Ja, in schwächerem Umfange (d. h. Hochblätter mit geringfügig gestreckter Mittelachse) fand ich derartige Annäherungsstadien an den meisten Sommer- und Herbstblüten.

Fig. 11. *Anemone Pulsatilla*, Blütenstandsanomalie. Verlaubte Hochblätter.

4. Mehrblütiger Blütenstand (Fig. 12).

Diese Anomalie beeinflußt zwar die äußere Tracht sehr stark, sie ist aber morphologisch relativ geringfügig. Es entwickeln sich aus den Achseln der Hochblätter 1—2 Seitensprosse.

Bei Anomalie 4 ist demnach die Differenzierung in Niederblätter und Hochblätter hinsichtlich ihrer Verzweigungsfähigkeit aufgehoben: Während normalerweise nur die Niederblätter achselbürtige Seitenzweige liefern können, vermögen es hier auch die Hochblätter.

Wir können zwei verschiedene Typen unterscheiden: Beim einen laufen die überzähligen Seitensprosse sofort in einblütige Blütenstände aus wie in der Fig. 12. Beim zweiten Typ behalten die überzähligen Sprosse mehr oder minder lang vegetativen Charakter bei (vgl. Fig. 10).

Beim ersten Fall, dem typischen mehrblütigen Blütenstand, sind die Achselsprosse genau so gebaut wie die Frühjahrsblütenstände aus den Achseln der Knospenschuppen; d. h. der Sproß läuft unmittelbar nach Ausbildung eines Hochblattkranzes in eine Terminalblüte aus.

Wenn, was die Regel ist, sich dabei nur eine einzige Seitenblüte entwickelt, steht sie stets in der Achsel des größten (untersten) Hochblattes (Platz Nr. 7). Bei zwei Seitenblüten trägt auch das mittlere Hochblatt (Platz Nr. 8) eine etwas schwächere und später aufblühende Seitenblüte. Die normale Terminalblüte blüht zu allererst auf; wir haben also in dieser dreiblütigen Anomalie eine Art Dichasium mit Anklang an die zymöse Rispe.

Im zweiten Fall haben die Seitenäste mehr vegetativen Charakter. Namentlich an Herbstblüten kann man in Achseln von Hochblättern rein vegetativ ausgestaltete Seitenzweige beobachten. Dadurch erscheinen solche Seitenzweige der Hauptachse weitgehend angeglichen; diese Anomalie ist also eine weitere Entdifferenzierung.

Fig. 12. *Anemone Pulsatilla* Blütenstandsanomalie. Dichasial verzweigter Blütenstand.

Natürlich gibt es zwischen den beiden Typen alle möglichen Übergänge. Die Seitensprosse beginnen also häufig vegetativ und laufen nach Ausbildung einiger Laubblätter doch in eine (dann meist recht verkümmerte) Blüte aus. Interessant war die Ausgestaltung des Hochblattkreises an diesen Seitenzweigen. Nur in 37% fand ich ihn normal aus drei Blättern bestehend. Meist traten Störungen auf. Deren häufigste bestand darin, daß das unterste Hochblatt an die Basis des Seitenzweiges, zwischen die Hauptachse und die Achse des Seitenzweiges, herabglitt und hier natürlich seine Oberseite der Seitenachse und seine Unterseite der Hauptachse zukehrte[1]). In Korrelation damit fanden sich innerhalb des Hochblattkranzes des Seitenzweiges nur noch zwei Hochblätter. Auch im Perigonkreis der Seitenblüten waren häufig Störungen, ähnlich denen, die wir unten für die Hauptachse schildern.

1) Vgl. Fig. 13 D. Der Blütenanschluß stimmt also mit dem der normalen Seitenäste überein (vgl. auch Fig. 7 *Kn*). Diese Anomalie gleicht daher stark, auch in vielen Einzelheiten, der Normalgestalt von *Anemone ranunculoides*.

Selbstverständlich ist die Massenentwicklung der Seitensprosse sehr verschieden stark. Neben wohlentwickelten blühenden oder vegetativen Seitensprossen, wie sie die Fig. 12 zeigt, treten auch alle Reduktionsstadien auf, bis zu Fällen, in denen nur eine verkümmerte Achselknospe oder ein überzähliges Hochblatt in der oben angegebenen Stellung (Unterseite gegen die Hauptachse) die Anlage eines Seitenzweiges verrät (Fig. 13 D).

(Für die ontogenetischen Bedingungen des Zustandekommens solcher Anomalien sei hier nur erwähnt, daß mindestens in einer der von mir kultivierten Sippen, die Neigung mehrblütige Blütenstände auszubilden, nach einer Selbstbestäubung als erbkonstantes Merkmal auftrat. Die Realisation dieser Neigung zu mehrblütigen Blütenständen ist aber wiederum stark „phänotypisch" bedingt. Die später im Jahre auftretenden Blütenstände sind in hohem Prozentsatz mehrblütig.)

5. Vermehrung der Hochblätter und korrelierte Änderung des Blütendiagramms (Fig. 13 A und A_1).

6. Verminderung der Hochblätter und korrelierte Änderung des Blütendiagramms (Fig. 13 B und B_1).

Wir können beide Anomalien zusammen besprechen, als gleichartige Wandlungen, nur in entgegengesetzter Richtung. Zum Verständnis müssen wir nochmals auf das normale Diagramm einer Pulsatillenblüte zurückkommen (Fig. 7). Infolge der Kombination eines spiraligen und wirteligen Blütenbaus ist die Blüte schwach dorsiventral geworden. Es geht eine deutliche Symmetrieebene durch das oberste Hochblatt und das gegenüberliegende unterste Perigonblatt (vgl. Fig. 14 A). Wir stellen das Diagramm jeweils so, daß das dritte normale Hochblatt (Platz Nr. 9) unten steht. Die Veränderungen spielen sich nun hauptsächlich in dieser Symmetrieebene ab, die durch das oberste Hochblatt (Platz Nr. 9) und das (normal) unterste Perigonblatt (Platz Nr. 10) geht. Sie betreffen insbesondere den Sektor des Platzes Nr. 10.

Bei Vermehrung der Hochblätter nehmen die Organe dieses Sektors (10) das Aussehen (und zum Teil auch die Stellung) des darunter befindlichen Wirtels an. Es wird z. B. das Perigonblatt (Platz Nr. 10) zum überzähligen Hochblatt (Fig. 13 A und A_1).

Bei Verminderung der Hochblätter nehmen die Organe das Aussehen des darüber befindlichen Wirtels an. Es wird z. B. das Hochblatt (Platz Nr. 9) zum Perigonblatt (Fig. 13 B und B_1).

Es gibt somit eigentlich dreierlei Anomalien mit überzähligen Hochblättern:

a) den unter Anomalie 1 genannten Fall, daß dem normalen Hochblattkranz ein (meist laubblattähnliches) Hochblatt außen angefügt ist, also gewissermaßen ein „emporgehobenes" metamorphosiertes Laubblatt (Fig. 13 C);

b) den unter Anomalie 4 genannten Fall, daß als Rudiment eines Achselsprosses ein (meist typisch gestaltetes) Hochblatt zwischen Tragblatt und Hauptblütenstiel steht (Fig. 13 D);

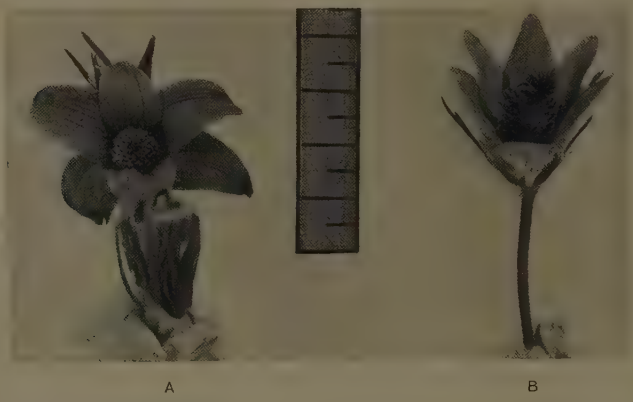


Fig. 13. *Anemone Pulsatilla.* Anomalien im Involukrum.

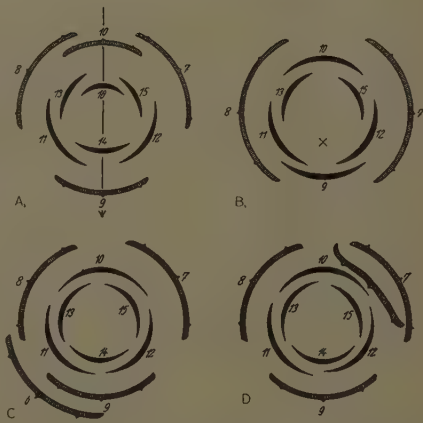
A = Anomalie 5: Vermehrung der Hochblätter auf 4 (das 4. überzählige schaut hinter der Blüte hervor) und Regulation des Perigons entsprechend dem Diagramm Fig. 13 A;

B = Anomalie 6: Verminderung der Hochblätter auf 2 und Regulation des Perigons entsprechend Diagramm Fig. 13 B;

A_1 und B_1 = zu A und B gehörige Diagramme;

C = Diagramm der Anomalie 1 (1 überzähliges Hochblatt außen angefügt);

D = Anomalie 4 (überzähliges Hochblatt als Achselsprosse). Signaturen wie Fig. 14.



c) den soeben unter Anomalie 5 angeführten Fall des (gewissermaßen „herabgeglittenen") metamorphosierten Perigonblattes (Fig. 13 A_1).

Alle 3 Anomalien unterscheiden sich einmal durch ihre Stellung und Ausbildungsweise, dann aber auch dadurch, daß a) und c) die Oberseite des überzähligen Hochblattes dem Blütenzentrum zukehren, während b) sie abkehrt, und vor allem dadurch, daß nur c) einen Einfluß auf das Blütendiagramm hat.

Ein einzelnes überzähliges Hochblatt (Fig. 13 A und A_1), also eine Erhöhung der Hochblattzahl auf 4, ist eine der häufigsten Anomalien[1]). Wie das Diagramm (Fig. 13 A_1) zeigt, steht dieses 4. Hochblatt innerhalb des normalen Hochblattkranzes auf Lücke zwischen den Plätzen Nr. 7 und 8. Sein Aussehen gleicht im allgemeinen dem normalen 3. Hochblatt (Platz Nr. 9); nur ist es regelmäßig noch kleiner als dieses.

Für das Verständnis dieser Anomalie ist die korrelative Störung im Perigonkreis wichtig. Ganz ausnahmslos fehlte im Sektor des überzähligen Hochblattes das äußere Perigonblatt (Platz Nr. 10). Offensichtlich ist also das 4. überzählige Hochblatt ein herabgeglittenes und ortsgemäß metamorphosiertes Perigonblatt. Man kann diese Anomalie daher als eine Phyllodie im Sinne von Masters (= Phyllomorphie nach Morren) bezeichnen[2]).

Aber nur in 4 Blüten (von 903 beobachteten Fällen, also in 4,4 ‰) beobachtete ich als Folge dieses Herabgleitens eines Perigonblattes 5zählige Blüten[3]). Es ordneten sich dann die 5 Perigonblätter einigermaßen entsprechend einer $^2/_5$ Blattstellung, also spiralig.

Fast immer aber (d. h. in den übrigen 899 Fällen) war die Lücke im Perigonkreis geschlossen durch ein Blatt auf Platz Nr. 18, das an Stelle eines Nektariums als Perigonblatt auftrat. So wurde die Blüte wieder mindestens 6zählig (vgl. Fig. 13 A). An diesem 6zähligen Perigon beteiligen sich also 3 Kreise; vom normal äußeren noch 2 Perigonblätter (Platz Nr. 11 und 12), der gesamte normal innere Perigonkreis (Platz Nr. 13—15) und von einem 3. überzähligen Perigonkreis ein einzelnes Blatt (Platz Nr. 18).

Die Pulsatillenblüte ist bei dieser Anomalie ganz ausgesprochen dorsiventral geworden. Vielleicht ist dies ein Fingerzeig, wie eine Blüte durch Zusammenspiel der Spiralstellung und der Quirlstellung ihrer Phyllome deutliche autonome Dorsiventralität erwerben kann.

Bemerkenswerterweise sind die diesem innersten Perigonblatt benachbarten Staubblätter namentlich an ihren Stielen violett überlaufen, sie klingen dadurch gleichfalls an Perigonblätter an.

---

1) Bitter, S. 236, erwähnt eine derartige Blüte, Penzig führt keinen hierher gehörigen Fall an. Über mehr als 1 überzähliges Hochblatt vgl. unten.

2) Über die von mir selbst nicht beobachtete reine „Virescens" der Perigonblätter vgl. Penzig und unten Anomalie 10, S. 211.

3) Es handelte sich dabei um Pflanzen, die auch sonst mehrere 5zählige Blüten trugen.

Gelegentlich beobachtete ich mehr als ein überzähliges Hochblatt. Auch hier war an ihrer Stellung zu erkennen, daß es sich um metamorphosierte Perigonblätter handelt. Diese überzähligen Hochblätter saßen nämlich stets an den Plätzen der Grundspirale (Nr. 10—15), und schlossen so an die normalen Hochblätter an (vgl. Fig. 14 L und M).

Der Einfluß mehrerer überzähliger Hochblätter auf das Perigon war prinzipiell der gleiche wie der eines einzigen zusätzlichen Hochblattes. Mindestens ein zweites Staubblatt ergänzte als typische Regulation das Perigon, indem es petaloiden Charakter annahm. Das Perigon war also fast immer mindestens 6zählig (wegen der übermäßig gesteigerten Perigonblattzahl im Innern der Blüte vgl. unten S. 212).

Als Extrem beobachtete ich gelegentlich vollständigen Ersatz der Perigonblätter durch Hochblätter. Das Involukrum wird dadurch 9blättrig. Ja, es können sogar Glieder des Androeceums in das Involukrum einbezogen werden. So fand ich einmal ein Involukrum von 20 Hochblättern. Stets wird in diesen Fällen aber im Innern wieder ein neues Perigon durch Metamorphose von Staubblättern gebildet. D. h. dieses neue Perigon steht nicht mehr in Quirlen, sondern spiralig wie Staubblätter. Gleichzeitig damit ist bemerkenswerterweise die Zahl der Perigonblätter erhöht (durchschnittlich auf 9—12).

Hieran schließt sich die Verdoppelung[1]) des Involukrums, die ich anderwärts (Zimmermann, 1935b, Fig. 9B) geschildert habe. Die Vermehrung der Hochblattzahl war verbunden mit einer neuen Internodienstreckung. Im Herbar des Berliner Museums (sowohl Herb. Ascherson wie Holtz) liegen ähnliche Anomalien von Vogelsang bei Stralsund, allerdings ohne anomale Internodienstreckung.

Für *Anemone pratensis* wird eine ähnliche Form überzähliger Hochblätter beschrieben: nämlich zwei übereinanderstehende durch deutliche Internodien getrennte Involukren (z. B. Heinricher und Sylvén). Es handelt sich hier um eine Art Durchwachsung, bei der ja auch die Blütenkreise wiederholt werden. Bei *Anemone Pulsatilla* ist mir diese Anomalie in typischer Ausgestaltung nicht vor Augen gekommen.

Bei Verminderung der Hochblattzahl haben wir meist nur 2 Hochblätter, die einen Quirl bilden (Fig. 13B und B_1). Das 3. „Hochblatt" taucht aber in metamorphosiertem Zustand als Glied der Blüte auf. D. h. wir finden im Sektor des fehlenden Hochblattes, außen dem Perigon angegliedert ein überzähliges Perigonblatt. Trotzdem wird auch hier die Normalzahl der Perigonblätter = 6 nicht über-

1) Das untere Internodium hatte allerdings Laubblattcharakter.

schritten, da als Korrelation der innere Kreis der Perigonblätter in diesem Sektor kein Perigonblatt entwickelt (Fig. 13 B_1). Bemerkenswerterweise konnte ich aber meist an dieser Stelle ein Staubblatt (kein Nektarium!) hier vorfinden. Dieses Staubblatt gemahnt mindestens durch starken Anthozyangehalt des Stieles an Perigonblätter.

Auch die Anomalien 5 und 6 bedeuten das Aufheben einer Differenzierung. Bei normalen Blüten sind die Hochblatt- und Perigonkreise sowie das Androeceum durch die dazwischen entwickelten Internodien und die Ausgestaltung ihrer Phyllome scharf differenziert. Bei den geschilderten Anomalien ist jedoch diese Differenzierung verwischt, dadurch, daß die (der Grundspirale nach) den nächsten Kreisen benachbarten Phyllome in einzelnen Eigenschaften die Merkmale der Nachbarkreise angenommen haben.

Die Anomalie 5 fand sich besonders häufig bei Nachkommen aus Selbstbestäubung, aber auch bei F_1-Pflanzen aus Kombinationen phylogenetisch allzu entfernt verwandter Rassen, z. B. der ssp. *germanica* und der ssp. *grandis*. Anomalie 6 fand ich relativ selten bei Herbstblüten.

7. Petaloide Hochblätter.

Das überzählige 4. Hochblatt kann seinen zwischen Hochblättern und Perigonblättern vermittelnden Charakter dadurch zeigen, daß es zwar die gefiederte Gestalt der Hochblätter beibehält, daß es aber infolge reichen Anthocyangehaltes und fehlenden Chlorophylls wie ein Perigonblatt gefärbt ist.

Wir erkannten oben dieses 4. Hochblatt als ein metamorphosiertes und „herabgeglittenes" Perigonblatt. Wenn es petaloiden Charakter annimmt und damit auf einer Zwischenstufe in dieser Umwandlung stehen geblieben ist, bleibt es auch sehr häufig dem Blütenstiel auf halber Höhe zwischen Hochblattkranz und Perigon eingefügt. Es vermittelt also nicht nur in seiner Gestalt, sondern auch in seiner Anheftung zwischen Perigon- und Hochblättern. Oder anders formuliert: das Internodium zwischen den drei normalen und dem überzähligen Hochblatt ist nicht ganz auf 0 reduziert, wie das einem normal entwickelten Hochblattkranz entspräche.

Relativ häufig ist in diesen Fällen die Internodienlänge in den verschiedenen Achsenpartien ungleich, was natürlich zu schweren Gewebszerrungen und Zerreißungen führt. Z. B. konnte das überzählige petaloide Hochblatt auf seiner einen Seite dem normalen Hochblattkranz und auf seiner anderen Seite dem Perigon anhängen. Das überzählige Hochblatt zog sich dann wie ein Saum vom Perigon bis

zum Hochblattkranz schräg am Blütenstiel herab. Natürlich war dabei der Blütenstiel auf dieser Seite stark verkürzt, so daß die Blüte hier intensiv nickte. Oder in anderen Fällen betraf die Verkürzung der

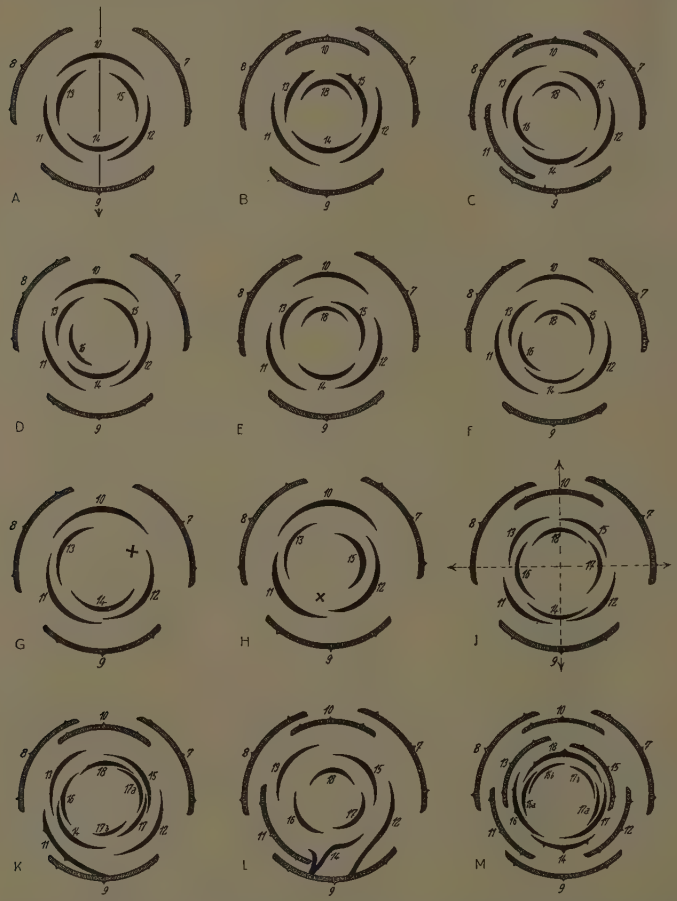


Fig. 14. *Anemone Pulsatilla.* Diagramme eines normalen Blütensprosses und 11 anomaler Blütensprosse: A = Normaler Blütensproß, B = Anomalie 5 (mit symmetrisch laziniaten Perigonblättern in 13 und 15), C = Anomalie 5 (2 Hochblätter petaloid), D bis F Anomalie 10 (1 und 2 überzählige Perigonblätter), G und H = Anomalie 11 (ein fehlendes Perigonblatt), I = Anomalie 5 (vierzählige Blüte durch überzählige Perigonblätter in Gefolge eines überzähligen Hochblattes), K bis M = kompliziertere Anomalien (vgl. Text).
Schraffiert = Phyllome mit Hochblattcharakter, schwarz = Phyllome mit Perigonblattcharakter, laziniater Charakter durch Höcker angezeigt.

Sproßachse die von außen nach innen folgenden Gewebe ungleich. So beobachtete ich Fälle, in denen das überzählige Hochblatt bis zu 2 cm oberhalb des Hochblattkranzes eingefügt war. Aber die Epidermis war zu kurz geblieben. Sie spannte sich zwischen den Zipfeln der normalen Hochblätter und dem überzähligen vierten Hochblatt wie eine Brücke aus und war vom inneren Gewebe losgelöst. Selten nahm auch ein zweites überzähliges Hochblatt petaloiden Charakter an. Die beiden petaloiden Perigonblätter standen dann auf Platz Nr. 10 und 11.

Die petaloiden Hochblätter verwischen die Differenzen bzw. die scharfe Grenze („Separation") zwischen Hochblättern und Perigon noch stärker als die zuvor genannten Anomalien der vermehrten oder verminderten Hochblätter. Die entwicklungsphysiologischen Bedingungen für ihre Entstehung sind die gleichen wie die bei Anomalie 5 aufgeführten.

8. Verwachsung der Hochblätter mit den Perigonblättern.

Wir haben hier eine der Anomalie 1 entsprechende Umbildung. Es unterbleibt mindestens partiell die Internodienstreckung zwischen Hochblättern und Perigonblättern. Dadurch bleiben die Perigonblätter teilweise den Hochblättern angewachsen (Fig. 14 K und L).

Da in anderen Sektoren des Blütenstiels die Internodienstreckung statthat, kam es bei den von mir beobachteten Blüten natürlich zu schweren Gewebezerrungen und zu einer starken „nastischen" Einkrümmung des Blütenstiels im Sektor mit Internodienverkürzung.

9. Laziniate Perigonblätter (Fig. 15).

Die Systematik kennt diese bei vielen Dikotylenphyllomen beobachtete Anomalie als „*monstrositas laciniata*", als schlitzblättrige Varietät usw. sonst ganzrandiger Blätter. Auch für Pulsatillen sind laziniate Perigonblätter schon von freilebenden Formen beschrieben[1]). In meinen Kulturen traten sie bei der ssp. *grandis* mit ihren plumpen Perigonblättern sehr selten, um so häufiger bei Nachkommen der schmalblättrigeren ssp. *germanica* aus Selbstungen auf. Die laziniaten Perigonblätter gemahnen hier an ein Fiederblatt, da dem Mittelzipfel meist rechts und links ein Seitenzipfel anhängt (Fig. 15). Auch asymmetrische Perigonblätter mit nur einem Zipfel wurden beobachtet (vgl. unten), sowie stärkere Anomalien mit bis zu sieben Zipfeln. Es wiederholt sich dann in einem solchen laziniaten Perigonblatt der mehrfach gefiederte Bau, einschließlich der Katadromie, der für die Laubblätter der Dikotylen charakteristisch ist (vgl. Zimmermann, 1930a, S. 61f.). Da-

1) Bereits von Helwing, 1719.

gegen fand ich bei *Anemone Pulsatilla* nicht die z. B. von Sylvén für *Anemone* (*Pulsatilla*) *pratensis* beschriebene Vergrünung (Vireszenz) der Perigonblätter, d. h. Perigonblätter, die nicht nur in Form, sondern auch durch Chlorophyllgehalt den Charakter der Hochblätter annahmen. Die von mir beobachteten laziniaten Formen besaßen in Anatomie einschließlich Anthocyangehalt durchweg den Charakter der normalen Perigonblätter.

Innere Perigonblätter.

Äußere Perigonblätter.

Hochblätter.

Fig. 15. Äußere Perigonblätter (mittlere Reihe) laziniat; darüber die normalen inneren Perigonblätter; darunter die Hochblätter des Involukrums.

Nach der Stellung dieser laziniaten Perigonblätter innerhalb der Blüte lassen sich 2 Typen unterscheiden.

Beim 1. Typ, dem häufigeren Fall, waren die, in der Grundspirale auf die Hochblätter folgenden Perigonblätter entweder allein oder doch am stärksten laziniat. So konnte ich oft die 3 äußeren Perigonblätter wie in Fig. 15 laziniat finden. Oder es war allein das dem obersten Hochblatt opponierte Perigonblatt, also das unterste Perigonblatt laziniat usw.[1]).

Kurz, die normale scharfe Separation zwischen den Blatttypen ist aufgehoben. Wir finden eine gleitende Reihe von Blattgebilden in der Reihenfolge der Grundspirale.

Ein 2. laziniater Typ ist dadurch charakterisiert, daß die Perigonblätter bestimmter Sektoren diese Anomalie zeigten. Wenn beispielsweise das unterste Perigonblatt (Platz Nr. 10) laziniat war, oder

1) In entsprechender Weise sind auch z. B. bei *Trollius europaeus* die äußersten Perigonblätter sehr häufig eingeschnitten.

zu einem überzähligen Hochblatt geworden war, so zeigten oft auch die im selben Sektor gelegenen Perigonblätter des inneren Kreises (Plätze Nr. 13 und 15) mehr oder minder starke laziniate Ausprägung. Besonders häufig waren dabei nur die an den Platz Nr. 10 anstoßenden Ränder der inneren Perigonblätter laziniat (vgl. Fig. 14 B). Diese Perigonblätter waren also spiegelbildlich auf der einander zugekehrten Seite laziniat.

Es konnte so die laziniate Umbildung der Perigonblätter auf den inneren Kreis übergreifen, ohne daß alle Teile des äußeren Kreises von ihr ergriffen waren, da eben nur ein bestimmter Sektor des Perigons derart umgebildet war. Eine entsprechende Sektorbevorzugung für Anomalien haben wir oben schon (vgl. Fig. 13 A_1) bei der regulativen Ergänzung der Blüte geschildert. Auch hier handelt es sich um eine entwicklungsphysiologisch sehr interessante Anomalie, auf die wir noch zurückkommen.

Durch Stellung und Gestalt erweisen sich die laziniaten Perigonblätter deutlich als eine Angleichung an die Hochblätter, als Aufhebung der scharfen Separation zwischen Hoch- und Perigonblättern. Somit sind sie in vergleichend-morphologischem Sinne die umgekehrte Anomalie zu den petaloiden Hochblättern, denen sie ja auch recht ähnlich sehen. Allerdings ging die Zerschlitzung der Perigonblätter nie so weit wie gelegentlich bei petaloiden Hochblättern.

Genetisch sind die laziniaten Perigonblätter, wie erwähnt, fast ganz auf die Westsippen von *Anemone Pulsatilla* (ssp. *germanica* und *serotina*) und deren Kombinationen beschränkt. Die in der Phyllomgestaltung plumpere ssp. *grandis*, deren Laubblätter gleichfalls weniger gegliedert sind, zeigte kaum Neigung zur laziniaten Umbildung. Im übrigen waren es wiederum hauptsächlich die Nachkommen aus Selbstungen, die diese Anomalie besaßen.

10. Überzählige Perigonblätter.

Wir können ausgehen von der oben erwähnten, in Selbstungen (namentlich Herbstblüten) besonders häufigen Korrelation zum Ausfall des untersten Perigonblattes (Platz Nr. 10). D. h., wenn dieses unterste Perigonblatt sich in ein Hochblatt umwandelt, so wird die Lücke im Perigon regelmäßig durch ein überzähliges, also an Stelle eines Staubblattes stehendes Perigonblatt geschlossen (Fig. 13 A und A_1).

Dies erste überzählige Perigonblatt trat nämlich immer in Stellung Nr. 18 (das ist oberhalb der Lücke im äußeren Perigonkreis) auf. Es ist das also eine Anomalie in dem schon durch Herabgleiten des Perigonblattes 10 bevorzugten Sektor. Wenn noch ein weiteres überzähliges

Perigonblatt gebildet wurde, was gleichfalls sehr häufig der Fall war, wenn also das Perigon 7zählig wurde, so fand sich stets das Perigonblatt in Stellung Nr. 16 (Fig. 14C). D. h. das in der Grundspirale auf die normalen Perigonblätter folgende Phyllom wandelte sich zum überzähligen Perigonblatt. Das Perigonblatt in Stellung Nr. 17 dagegen trat erst bei 3 überzähligen Perigonblättern auf (ähnlich Fig. 14L), also wenn im Gefolge der genannten Korrelation das Perigon 8zählig wurde. Namentlich in durch Selbstung entstandenen Nachkommen aus der Kreuzung der ssp. *germanica* × ssp. *serotina* war diese Anomalie sehr häufig.

Dabei entwickelte sich an der fertigen Blüte durch eine leichte Verschiebung oft ein 8zähliges Perigon, d. h. eine zwei 4zählige Perigonkreise besitzende symmetrisierte Blüte (Fig. 14I). Diese Anomalie erscheint mir bemerkenswert für die Entstehung 4zähliger Quirle innerhalb einer sonst 3zähligen Verwandtschaft (vgl. z. B. Paris), aber auch für die Vertreter mit kruziater Phyllomstellung innerhalb der *Rhoeadales* u. a.

Zwei oder mehr überzählige Hochblätter bedingten dann ganz entsprechende Korrelationen im Innern; stets (mit Ausnahme von offensichtlichen Kümmerblüten) wurde mindestens ein 6zähliges Perigon wiederhergestellt.

Auch ohne Korrelation traten die soeben genannten Metamorphosen von Staubblättern in Perigonblättern auf. Das ergab eine Vermehrung der Perigonblattzahl. Wiederum war das erste überzählige Perigonblatt dann regelmäßig das Phyllom der Stellung Nr. 18, oder ungefähr gleichhäufig das Phyllom Nr. 16 (Fig. 14D u. E). Zwei überzählige Perigonblätter traten regelmäßig in Stellung Nr. 16 und 18 auf (Fig. 14F). Bei 3 überzähligen Perigonblättern kam dann das Phyllom der Stellung 17 dazu.

D. h. wir haben wieder entweder eine Umbildung entsprechend der Grundspirale (Phyllom Nr. 16) oder eine Umbildung in einem bevorzugten Sektor. Die sektorenweise bevorzugte Umbildung der Staubblätter in Perigonblätter zeigte sich häufig darin, daß innerhalb eines Sektors die in Parastichen rechts und links an ein normales Perigonblatt anstoßenden Staubblätter zu überzähligen Perigonblättern wurden. Je weiter innen die überzähligen Perigonblätter auftraten, um so schmäler und zahlreicher wurden sie, und um so mehr glichen sie auch in der nun nicht mehr quirligen, sondern deutlich spiraligen Stellung den Staubblättern. Als Höchstzahl fand ich Blüten mit insgesamt 13 wohl ausgebildeten Perigonblättern.

Derartige überzählige Perigonblätter sind natürlich — namentlich wenn sie in größerer Zahl auftreten — Ansätze zu einer gefüllten Blüte. Andere anomale Blüten zeigten eine weitere Annäherungsform an gefüllte Blüten. Bei ihnen standen kleine petaloide Blättchen oder Übergangsbildungen zu Staubblättern an Stelle der äußeren Staubblätter. Charakteristischerweise waren auch hier die äußersten, dem Perigonkreis nächsten Staubblätter durch besonders große und besonders deutlich petaloide Anomalien ersetzt.

Bei *Anemone pratensis* scheinen solche Anomalien, d. h. Ersatz der Sporophylle durch kleine petaloide oder vergrünte Blättchen, relativ häufiger zu ganz gefüllten oder ganz vergrünten Blüten zu führen (vgl. z. B. Heinricher und Sylvén). Bei *Anemone Pulsatilla* habe ich derartiges nicht selbst beobachtet. Doch stellt Penzig einige solche Fälle als Seltenheit zusammen.

11. Verminderung der Perigonblätter.

Namentlich innerhalb der ssp. *grandis* mit ihren relativ breiten Perigonblättern fanden sich gelegentlich fünfzählige Blüten. Es handelte sich dabei regelmäßig um ausgesprochene Kümmerblüten, wie sie gegen Ende einer Blütenperiode häufig auftreten.

Ein fünfzähliges Perigon kommt fast stets dadurch zustande, daß das oberste Blatt des inneren Perigonkreises (Platz Nr. 15) ausfällt bzw. durch ein Staubblatt (selten durch ein Nektarium) ersetzt wurde. Die Umbildung erfolgt also entsprechend der Grundspirale. Seltener fiel das Perigonblatt des Platzes Nr. 14 aus, also das Perigonblatt, das oberhalb des obersten Hochblattes (Platz Nr. 9) steht. In diesem Falle ist die Hauptsymmetrieebene der Blüte wiederum bevorzugt: wiederum erfolgt die Umbildung im Sektor des obersten Hochblattes (Platz Nr. 9).

12. Ersatz eines normalen Perigonblattes durch ein Perigonblatt anomaler Stellung.

Auch diese Anomalie ist regelmäßig mit ausgeprägter Spiralstellung der Phyllome auch innerhalb der Blüte verknüpft. Stets (vgl. Fig. 14) fiel das letzte Phyllom des normalen Perigonkreises (Platz Nr. 15) aus und wurde durch das in der Grundspirale anschließende Phyllom (Platz Nr. 16) ersetzt.

Einen solchen Blattersatz beobachtete ich relativ selten (7 Blüten). Über seine genetische Bedingtheit kann ich daher nur aussagen, daß auch hier die Westrassen (insbesondere Bastarde von ssp. *germanica* und *serotina*) bevorzugt waren.

13. Albinismus des Perigons.

Aus drei Kombinationen einander fernstehender Rassen erhielt ich in der durch Selbstung entstandenen F_2-Generation rein weiß blühende Pflanzen. Die Fähigkeit, Anthocyan zu bilden (übrigens auch an den vegetativen Organen) ist also den betreffenden Pflanzen verloren gegangen. Da diese Fähigkeit auf bestimmte Stellen der Pflanze beschränkt ist, bedeutet auch dieser Verlust eine Entdifferenzierung.

14. Verwachsung von Perigonblättern.

Seitlich aneinander angrenzende Perigonblätter können miteinander verwachsen, so daß nur — wie bei den Sympetalen — freie Zipfel übrig bleiben. Diese Anomalie entspricht der Normalgestaltung von Hochblättern, d. h. ihrer Verwachsung zum Involukrum. Andererseits ist die Anomalie 14 die gegenläufige Abänderung zur Anomalie 2 (Adesmie).

15. Verlaubung von Makrosporophyllen

(einschließlich der Samenanlagen) haben z. B. Heinricher und Peyritsch angegeben. Bei *Anemone Pulsatilla* selbst habe ich sie nicht beobachtet.

Diese mannigfaltigen Anomalien werfen nun die beiden oben schon angedeuteten Fragen auf, die wir in den folgenden Abschnitten behandeln wollen.

Abschnitt B: Wieweit erlauben die Anomalien der historisch-phylogenetischen Wissenschaft Rückschlüsse auf den Phylogenieablauf? Wieweit entsprechen also die Anomalien den Ahnengestalten?

Abschnitt C: Welche in der heutigen Ontogenie wirksamen Faktoren bedingen Anomalien? Und welche Rückschlüsse erlauben die Anomalien auf die kausalen Zusammenhänge der heutigen, auch normalen Blütenbildung?

B. Anomalien und Phylogenie.

Sämtliche Anomalien, die wir vorangehend schilderten, erwiesen sich in ihrer äußeren Erscheinung als Entdifferenzierungen, als Verwischen der scharfen Grenzen zwischen normalerweise verschiedenartig ausgebildeten Organen. Wir wollen, um das deutlich zu machen, nochmals Normalformen und anomale Bildungen tabellarisch gegenüberstellen:

Normalform.	Anomalie.
1. Internodienstreckung innerhalb der vegetativen Blattrosette.	
Hochblätter dadurch ausgezeichnet, daß allein vor und nach ihnen die Internodien wohl entwickelt sind.	Diese Auszeichnung der Hochblätter verloren dadurch, daß sich auch Internodien innerhalb der Laubblattrosette strecken.
2. Adesmie der Hochblätter.	
Hochblätter durch Verwachsung der Blattbasen vor den anderen Phyllomen ausgezeichnet.	Hochblätter wie die anderen Phyllome frei.
3. Laubblattähnliche Hochblätter.	
Hochblätter durch Stauchung der Blattspreite bzw. der Mittelachse vor den Laubblättern ausgezeichnet.	Gegensatz der Hochblätter gegenüber Laubblättern verwischt.
4. Mehrblütiger Blütenstand.	
Verzweigung nur aus den Achseln der beiden obersten Niederblätter bzw. Laubblätter.	Auch Hochblätter tragen Achselsprosse.
5. Vermehrung der Hochblätter.	
3 Hochblätter und 6 Perigonblätter durch Stellung und Ausbildung scharf geschieden.	Unterstes Perigonblatt gleicht sich durch Einreihung in das Involukrum und durch seine Ausgestaltung den normalen Hochblättern an.
6. Verminderung der Hochblätter.	
3 Hochblätter und 6 Perigonblätter durch Stellung und Ausbildung scharf geschieden.	Oberstes Hochblatt gleicht sich durch Einreihung in den Perigonkreis und durch Ausgestaltung den normalen Perigonblättern an.
7. Petaloide Hochblätter.	
3 Hochblätter und 6 Perigonblätter durch Stellung und Ausbildung scharf geschieden.	Angleichung des untersten Perigonblattes an die Gestalt der Hochblätter, aber etwas schwächer als bei Anomalie 5; es werden zwar die Umrisse eines Hochblattes angenommen, aber der Anthocyangehalt eines Perigonblattes wird beibehalten.
8. Verwachsung der Hochblätter mit den Perigonblättern.	
Hochblätter und Perigonblätter durch ein deutliches Internodium geschieden.	Bevorzugte Internodienentwicklung zwischen Hochblättern und Perigonblättern verloren.
9. Laziniate Perigonblätter.	
Hochblätter und Perigonblätter durch gefiederten Umriß bzw. ganzrandige Gestalt scharf geschieden.	Angleichung des untersten Perigonblattes oder auch anderer Perigonblätter an die Umrisse der Hochblätter.

Normalform.	Anomalie.
10. Überzählige Perigonblätter.	
6 Perigonblätter durch Stellung und Ausbildung von den Nektarien und dem Androeceum scharf geschieden.	Nektarien bzw. Staubblätter werden in ihrer normalen Stellung als Perigonblätter ausgebildet.
11. Verminderung der Perigonblätter.	
6 Perigonblätter durch Stellung und Ausbildung von den Nektarien und dem Androeceum scharf geschieden.	Perigonblätter sind in ihrer normalen Stellung als Staubblätter bzw. Nektarien ausgebildet.
12. Ersatz eines normalen Perigonblattes durch ein Perigonblatt anomaler Stellung.	
Perigonblätter von anderen Phyllomen durch Quirlstellung unterschieden.	Kombination von 5 und 10; Quirlstellung der Perigonblätter aufgehoben.
13. Albinismus der Perigonblätter.	
Perigonblätter durch Anthocyangehalt ausgezeichnet.	Anthocyan in Perigonblättern fehlt.
14. Verwachsung von Perigonblättern.	
Perigonblätter frei (im Gegensatz zu den Hochblättern).	Perigonblätter wie die Hochblätter verwachsen.
15. Verlaubung von Makrosporophyllen.	
Scharfer Gegensatz der Sporophylle und Trophophylle.	Gegensatz der Sporophylle und Trophophylle verwischt.

Die vorgenannten Differenzierungen der normalen Organe sind sicher in der Phylogenie erworben. Wir wissen also bestimmt, daß ihr Verlust ein phylogenetischer Rückschritt ist. Die namentlich von Worsdell (1915) scharf herausgearbeitete Annahme, daß die Anomalien Rückschlagsbildungen seien, stimmt demnach für die geschilderten Pulsatillenanomalien ausnahmslos. Das heißt aber nicht, daß die Ahnen regelmäßig genau so ausgesehen haben wie die geschilderten anomalen Pulsatillen, daß sie also — um ein extremes Beispiel herauszugreifen — regelmäßig innerhalb ihres normalen Hochblattkranzes petaloide Hochblätter getragen hätten.

Eine solche Annahme mutet deshalb absurd an, weil ein petaloides Hochblatt ganz offensichtlich eine Kraftvergeudung ist, und weil wir mit gutem Grund annehmen, daß auch die Ahnen der Küchenschellen keine überflüssigen Organe besaßen.

Nur in dem einen Merkmal einer schwachen Differenzierung zwischen Hochblättern und Perigonblättern, da gleichen die Anomalien wieder den Ahnenformen. Lediglich der eine Elementarprozeß, der

z. B. die Umrißgestaltung regelt, verläuft an anomalen Blüten ähnlich wie bei den Ahnen.

Wenn wir allerdings nur die allerletzte Ahnenreihe in dieser phylogenetischen Kette ins Auge fassen, ist natürlich die Normalform die ursprünglichere, weil sie ja noch den Eltern, Großeltern usw. zukam. Insofern hat Masters also recht (vgl. oben S. 197).

C. Anomalie und Ontogenie.

In diesem Abschnitt sollen — wie oben (S. 214) ausgeführt — die kausalanalytischen Probleme der normalen und anomalen Blütensproßbildung besprochen werden.

Aus der in Tab. 9—12 zusammengefaßten Versuchsserie an getriebenen, d. h. im Winter 1932/33 im Gewächshaus gehaltenen und im Herbst 1933 blühenden Pulsatillen, sowie aus dem Vergleich mit normal im Frühjahr blühenden Geschwisterpflanzen, erkennen wir die Beteiligung folgender Faktoren am Zustandekommen der Anomalien:

a) Typische Erbfaktoren für Anomalien. Sie ergeben sich aus der Gegenüberstellung der Resultate für die 3 Unterarten: ssp. *grandis*, *germanica* und *serotina* in Tab. 11. Aber in manchen Fällen zeigen auch bestimmte Individuen erbliche Bedingungen für Anomalien.

Diese Faktoren beeinflussen die ganze Pflanze, so daß sie mindestens die Neigung, anomal zu blühen, besitzt. Soweit es sich nicht um somatische Mutationen der betreffenden Pflanze handeln sollte, sind die Erbfaktoren schon in den Keimzellen, die solche anomal blühenden Pflanzen erzeugt haben, vorhanden gewesen.

b) Die Selbstung. Die Wirksamkeit der Selbstung zeigt sich aus der Gegenüberstellung der Anomalieprozente für geselbstete und für fremdbestäubte Kombinationen (Tab. 10). Dieser Faktor wirkt erst von der Zygote ab auf Anomalien hin, beeinflußt aber noch die ganze Pflanze (mindestens soweit sie in dem untersuchten Zeitraum blüht).

c) Ein ausgesprochen phänotypischer und gleichzeitig phänologischer Faktor, die Blütezeit im Herbst (vgl. die Gegenüberstellung der Herbst- und Frühjahrsblüten) (Tab. 9 und 12).

Als 4. Abschnitt fügen wir hinzu

d) eine Schilderung der am Vegetationspunkt des anomalen Blütensprosses sich abspielenden Prozesse und der dabei wirksamen Faktoren.

Tabelle 9.

Übersicht der normalen und anomalen Herbstblüten nach den im Text genannten Blütenanomalien und nach Kombinationen geordnet.

Kombinationen	norm	Anomalien									Schwache Anomalien (=2 u. 3)	Starke Anomalien (=4 bis 13)
		2	3	4	5	9	10	11	12	13		
1. *grd.* × *grd.*: selbst[1])	19				4			9			0	13
2. (*grd.* × *grd.*: selbst) selbst.	1	1									1	0
3. *grd.* × *grd.*: fremd	18							2				2
4. (*grd.* × *grd.*: fremd) selbst.	8				1		2 (1)					3 (1)
5. *germ.* × *germ.*: selbst	23				18	4 (2)	4 (4)	2				28 (6)
6. (*germ.* × *germ.*: selbst) selbst	4		3		2		2 (2)				3	4 (2)
7. *germ.* × *germ.*: fremd	36				7		8 (1)	2 (2)				17 (3)
8. (*germ.* × *germ.*: fremd) selbst	25		23 (21)	6 (3)	80	8 (4)	38 (38)	2 (2)			23 (21)	134 (47)
9. *ser.* × *ser.*: fremd	3											
10. (*ser.* × *ser.*: fremd) selbst.	7		5 (5)			2 (1)	8 (4)				5 (5)	10 (5)
11. *grd.* ⨯ *germ.*	278	2			59 (1)	2	45 (22)	4			2	110 (23)
12. (*grd.* ⨯ *germ.*) selbst	410	20 (2)			425 (143)	55 (34)	179 (131)	37 (8)	3 (2)		20 (2)	699 (318)
13. (*grd.* selbst) ⨯ (*germ.* selbst)	12							2				2
14. *grd.* ⨯ *ser.*	91				12	6 (2)	20 (2)					38 (4)
15. (*grd.* ⨯ *ser.*) selbst	96	2	29 (22)	4 (2)	98	9	124 (67)	12 (9)			31 (22)	247 (78)
16. *germ.* ⨯ *ser.*	27	8 (6)			30 (1)	26 (12)	6 (1)				8 (6)	62 (14)
17. (*germ.* ⨯ *ser.*) selbst	13		8 (5)	5	16	14 (2)	53 (21)	2 (2)			8 (5)	90 (25)
18. Sonstiges selbst	82	1		6	9		59 (10)	11 (1)	2 (1)	2	1	89 (12)
19. Sonstiges fremd	21				1		3 (1)					4 (1)
	1174										102 (61)	1552 (539)

1) *grd.* = ssp. *grandis*, *germ.* = ssp. *germanica*, *ser.* = ssp. *serotina*.

Die Zahlen in Klammern geben jeweils die Anzahl der anomalen Blüten an, die außerdem noch anderen Anomaliekategorien angehören. Sie sind in der vor der Klammer stehenden Zahl enthalten.

Tabelle 10. Anomalien der Tabelle 9 nach Selbst- und Fremdbestäubung zusammengezogen.

Kombinationen	Normal	Schwache Anomalie	Starke Anomalie	Anomalie[1]) %
1. *grd.* × *grd.* selbst[2])	28	1	15	**35,2**
2. *germ.* × *germ.* selbst	52	5	111	**67,6**
3. *ser.* × *ser.* selbst	7	0	5	**41,7**
4. Sonstiges selbst	601	31	692	**53,4**
Selbst Sa.	688	37	823	**54,4**
5. *grd.* × *grd.* fremd	18	0	2	**10**
6. *germ.* × *germ.* fremd	36	0	14	**28**
7. *ser.* × *ser.* fremd	3	0	0	**0**
8. *grd.* × *germ.*	290	2	89	**23,6**
9. *grd.* × *ser.*	91	0	34	**27,2**
10. *germ.* × *ser.*	27	2	48	**63,6**
11. Sonstiges fremd	21	0	3	**12,5**
Fremd Sa.	486	4	190	**28,2**

1) Schwache Anomalien wurden für Prozentberechnung hälftig zwischen normal und starker Anomalie verteilt.

2) Es sind hier unter „selbst" jeweils auch mehrfache Kombinationen zusammengefaßt, z. B. unter „*grd.* × *grd.* selbst" auch (*grd.* × *grd.* selbst) selbst sowie (*grd.* × *grd.* fremd) selbst usw. der Tabelle 9.

grd. = ssp. *grandis*, *germ.* = ssp. *germanica*, *ser.* = ssp. *serotina*.

Tabelle 11. Auszug der Tabelle 9 nach Anomalien der drei Subspezies.

Kombinationen	Normal	Anomalien								Gesamtzahl der Blüten	Zahl der Anomalien	Anomalien[1]) %
		2	3	4	5	9	10	11	12 13			
1. innerhalb ssp. *grandis* ..	46	1	0	0	5	0	2(1)	11	0 0	64	18	**27,3**
2. innerhalb ssp. *germanica*	88	0	26 (21)	6 (3)	107	12 (6)	52 (45)	6 (4)	0 0	218	130	**58,5**
3. innerhalb ssp. *serotina* ..	10	0	5 (5)	0	0	2 (1)	8 (4)	0	0 0	15	5	**33,3**

1) Schwache Anomalien wurden für Prozentberechnung hälftig zwischen normal und starker Anomalie verteilt.

Tabelle 12. Vergleich der normalen und anomalen Blüten für Frühjahrs- und Herbstblüten an gleichen Pflanzen.

		Normal		Anomal	
		Zahl	%	Zahl	%
Frühjahrsblüten	Selbst	27	79,4	7	20,6
	Fremd	91	96,8	3	3,2
	Sa.	118	**92,2**	10	**7,8**
Herbstblüten	Selbst	688	44,4	860	55,6
	Fremd	486	71,5	194	28,5
	Sa.	1174	**52,6**	1054	**47,4**

a) Typische Erbfaktoren für Anomalien.

Bevorzugt für Anomalien sind unverkennbar die Westrassen (ssp. *germanica* und *serotina*) mit schmalzipfligen Blättern. Bei der Ostrasse (ssp. *grandis*) mit breitzipfligen Blättern finden wir reichlicher fast nur die Anomalie mit 5blätterigem Perigon (Anomalie 11), die übrigen Anomalien waren dagegen bei ihnen seltener. Wie Tab. 11 zeigt, stehen bei Nachkommen aus Selbstungen den 58,5% Anomalien der ssp. *germanica* nur 27,3% der ssp. *grandis* gegenüber und bei Nachkommen aus Fremdbestäubungen stehen den 28% der ssp. *germanica* nur 10% Anomalien der ssp. *grandis* Tab. 10 gegenüber. Bei Selbstungen steigt also für die ssp. *germanica* der Anomalieprozent auf mehr als das Doppelte und bei Fremdbestäubungen auf das 2,8fache. Wenn wir die Verminderung der Perigonblätter (Anomalie 11) beiseite lassen, sind die Anomalien in der ssp. *germanica* für Selbstungen sogar 5,4mal so häufig, und für Fremdbestäubung stehen den 28% der ssp. *germanica* überhaupt keine Anomalien in der ssp. *grandis* gegenüber.

Solche, an bestimmte Rassen gebundene Erbmerkmale sind offenbar schon lange von den betreffenden Rassen erworben. D. h. die unterschiedliche Erbfähigkeit, Anomalien zu bilden, geht vermutlich zusammen mit den anderen Erbunterschieden zwischen West- und Ostrassen zurück auf die Genwandlungen, die seinerzeit die verschiedenen Rassen entstehen ließen.

Die Tatsache, daß es sich um rassenmäßig begrenzte Erbfaktoren handelt, steht also fest. Dagegen reicht für die Mehrzahl der Anomalien mein Material noch nicht aus, um zu entscheiden, ob diese Anomaliefaktoren identisch sind mit sonstigen die Rassenunterschiede bestimmenden Genen, ähnlich den Genen für Blattzipfelbreite, oder wodurch das natürliche Zusammenvorkommen der erblichen Anomaliefaktoren mit den Rassenmerkmalen bedingt ist. Eine gewisse Koppelung ist hier nach meinen bisherigen Erbuntersuchungen z. B. für die Vermehrung der Perigonblätter (schmalzipflige Formen) und die Verminderung (breitzipflige Formen) unverkennbar. Ich hoffe diese Frage im Verfolg meiner weiteren Untersuchungen klären zu können.

Um selbständige Gene, die sich unabhängig von den Faktoren für die Blattumrisse vererben, handelt es sich dagegen bei den Erbfaktoren für Albinismus (Anomalie 13) und für Mehrblütigkeit (Anomalie 4). Dieser Albinismus beruht offenbar auch bei *Anemone Pulsatilla* auf einer relativ häufigen, im Verlaufe meiner Kreuzungsexperimente erworbenen Verlustmutation. Da der Faktor für Albinismus auch bei

Pulsatillen ein Allel in einer Reihe von Blütenfarbfaktoren der Wildrassen darstellt, werde ich erst später im Zusammenhang mit anderen Fragen der Erbübertragung darauf zurückkommen.

b) Selbstung.

Genetisch s. str. oder genauer gesagt: kausal-ontogenetisch bieten die Blütenanomalien ein ähnliches Problem wie die Sterilität dar. Ja, vielleicht kann man sie als eine schwächere Form von Sterilität betrachten.

Stellen wir einmal die übereinstimmenden genotypischen Bedingungen für die typische Sterilität und für Blütenanomalien zusammen! So, wie wir unterscheiden können zwischen Selbststerilität und Intersterilität, so können wir auch unterscheiden zwischen „Selbstanomalie" und „Interanomalie", d. h. zwischen Anomalien, die bei Selbstung, und solchen, die bei Fremdbestäubungen auftreten[1]).

Wir behandeln erst die „Selbstanomalien", da sie in innigster Beziehung zu unserer Untersuchung I über Dichogamie, Herkogamie und Selbststerilität stehen. Tab. 10 zeigt ja ohne weiteres die gewaltige Steigerung der Anomalien insgesamt auf 54,4% gegen 28,2%, also nahezu auf das Doppelte für die Selbstungen gegenüber Fremdbestäubungen der gleichen Stammpflanzen.

Die Übereinstimmung zwischen Selbststerilität und Selbstanomalie beruht also einmal darauf, daß beide sich bei Kombinationen von Keimzellen derselben Pflanze[2]) zeigen, von Keimzellen, die, kombiniert mit Keimzellen anderer Pflanzen, normale Nachkommen zeugen. So wie bei der typischen Selbststerilität die Kombinationen von Keimzellen derselben Pflanze keine lebensfähigen Nachkommen liefern, so erzeugen bei der „Selbstanomalie" die Kombinationen von Keimzellen derselben Pflanze anomal blühende Nachkommen bzw. Nachkommen, die zu solchen Anomalien neigen. Auch bei Selbstanomalie vertragen sich offenbar die Keimzellen derselben Pflanze miteinander nicht völlig.

Wir wiesen nun oben (S. 175) darauf hin, daß die Unverträglichkeit gleichpflanziger Gameten sehr verschieden groß sein kann, daß wir eine gleitende Reihe von völliger Unverträglichkeit (absoluter Selbststerilität) bis zu den verschiedenen Graden von Pseudofertilität bzw. bis zur vollständigen Selbstfertilität aufstellen können. Einer schwachen

1) Man wird den Begriff der genotypischen Konstitution von Anomalien aus praktischen Gründen zunächst einengen auf Anomalien, die häufiger als in der Natur eintreten.

2) Genauer gesagt: beim Zusammentreffen des Pollenschlauches von Keimzellen mit dem Sporophyten derselben Pflanze bzw. einer Pflanze mit übereinstimmenden Sterilitätsfaktoren.

Sterilität, einer „Pseudofertilität" entsprechen die Anomalien von *Anemone Pulsatilla*. D. h. in den Anomalien zeigt sich — ähnlich wie in den oben S. 169ff. geschilderten schwachen Wachstumshemmungen — eine relativ geringfügige Unverträglichkeit der Gameten. Auch die durch Selbstung erzeugten Pflanzen mit anomalen Blüten bringen lebensfähige Nachkommen hervor — wenngleich, wie schon erwähnt, meist in geringerer Zahl.

Die Beziehungen der Blütenanomalien zur Sterilität liegen jedoch noch in anderer Richtung. Die metamorphosierten Blütenorgane fallen für ihre normale Funktion aus, oder können sie doch nur in beschränktem Maße erfüllen. Es sei nur an die zu Perigonblättern gewandelten Staubblätter erinnert. Auch hier zeigt sich jedoch die relativ geringfügige Fortpflanzungshemmung, da mindestens in meinen Versuchen nie alle Staubblätter verwandelt waren.

Auf jene „Inter-Anomalien", welche sich bei allzuferner Verwandtschaft, d. h. bei offensichtlicher „Inkongruenz der Genome" ergeben, werden wir anderweitig im Zusammenhang mit der Besprechung von „Art"-Bastarden sowie der geographischen Beziehungen der Arten und Rassen zurückkommen. Ähnlich wie das Focke (1881) schon allgemein für Pflanzenmischlinge ausgeführt hat, sind nämlich bei Bastarden entfernt verwandter Pulsatillen-Sippen Blütenanomalien wieder besonders häufig (vgl. auch Renner 1929). Für uns hier ist nur die Tatsache wichtig, daß sich bei Pulsatillen ein Optimum der Verwandtschaft für die Erzielung normaler Nachkommen eingrenzen läßt. Sowohl allzu enge Verwandtschaft (z. B. bei Selbstung) als auch allzuferne Verwandtschaft führen zu Anomalien. Dazwischen liegt ein Verwandtschaftsbereich, der Normalgestaltung sichert. Für Rassen, die sich nach ihrer geographischen Verbreitung offensichtlich erst etwa in der Wärmeperiode des Mesolithikums, also vor rund 6000 Jahren, herausdifferenziert haben, führt die Rassenkreuzung durchweg zu normalen Nachkommen. Derartige nahverwandte Rassen sind z. B. die innerhalb der schwäbischen Alb und der benachbarten Muschelkalkgebiete heimischen Sippen der ssp. *germanica*. Rassen oder „Arten", die sich dagegen schon vor der Eiszeit herausdifferenziert haben, besitzen die oben erwähnte Inkongruenz der Genome. Die Beziehungen dieser Tatsachen zu den Problemen der Intersexe, welche Goldschmidt aus geographisch entfernten *Lymantria*-Rassen hergestellt hat, sowie auch zu den Problemen der Rassenkreuzung beim Menschen und den Kulturorganismen, liegen auf der Hand. Man könnte z. B. daran denken, daß das Übermaß der Anomalien[1]) bei heutigen Kulturvölkern und Kulturorganismen nicht nur auf die mangelnde Naturauslese zurückgeht, sondern auch darauf, daß schon seit grauer Vergangenheit das Optimum der Verwandtschaft durch Kreuzung recht entfernter Rassen überschritten wurde. Jedenfalls sind Organismen wie die Pulsatillen geeignet, auf wissenschaftlich einwandfreie Weise diesen Optimalbereich der Verwandtschaft zur Erzielung gesunder, normaler Nachkommen aufzuzeigen, einen Optimalbereich, der sicher für alle Organismen existiert.

1) Das anthropozentrische Werturteil, daß solche Anomalien bei Kulturorganismen uns Menschen nützlich sein können, ist für unsere Frage hier gleichgültig.

C. Rein phänotypische Faktoren.

Blütenanomalien treten weit überwiegend bei Sommer- bzw. Herbstblüten auf. D. h. bei solchen Blüten, die, wie schon Irmisch (1840) festgestellt hat, ohne Entwicklung von Knospenschuppen (Niederblättern, vgl. Fig. 8 b) relativ früh im Jahre, etwa von April an bis Juli, angelegt werden, und die dann im Sommer und Herbst aufblühen. Vereinzelt können solche Blüten im Knospenstadium den Winter überdauern und dann sofort bei den ersten warmen Frühjahrstagen zur Blüte kommen. Eine Vergleichuntersuchung (Tab. 12) ergab so für Herbstblüten 47,4% Anomalien, während normale (d. h. aus Knospenschuppen sich entwickelnde) Frühjahrsblüten aus den gleichen Kombinationen nur 7,8% gleichartiger Anomalien aufwiesen. Sommer- bzw. Herbstblüten zeigen also 6mal mehr Anomalien als Frühjahrsblüten.

Dieser Faktor ist rein phänotypisch, da — wie schon Goebel das erkannt hat — die Störung des jahreszeitlichen Zyklus, durch Abschneiden der Laubblätter, Treiben im Winter u. dgl., zu Blüten ohne Knospenschuppen führt. Mit diesem Fehlen der Knospenschuppen hängen wohl unmittelbar die zuvor geschilderten Anomalien 1—4 kausal zusammen. Denn diese Anomalien sind deutliche Anklänge des Hochblattkranzes, der an Stelle der Knospenschuppen steht, an die vegetative Region.

D. Die am Vegetationspunkt anomaler Blüten sich abspielenden Prozesse.

Wir betrachten zunächst aus technischen Gründen ein bestimmtes Beispiel: die Bildung eines überzähligen Perigonblattes als Korrelation zu einem überzähligen Hochblatt (Anomalie 5, S. 203 und Fig. 13 A).

An einem anomalen Vegetationspunkt werden gleich den normalen Blüten sowohl die Blütenachse wie auch die sich seitlich hervorwölbenden Höcker entsprechend ihrer späteren Stellung und Ausgestaltung determiniert.

Bei solcher Determination werden ganz allgemein folgende drei Eigenschaften bzw. Unterschiede der anomalen Blütenorgane gegenüber den normalen festgelegt:

1. Die horizontale Stellung der Phyllome an der Sproßachse, soweit sie sich im Divergenzwinkel des Diagramms kundtut.

2. Die vertikale Stellung der Phyllome, soweit sie sich in der Internodienlänge kundtut.

3. Die Ausgestaltung der Phyllome, a) Umrisse, b) Anatomie, c) Zellinhalt.

Was sagt nun unsere Anomalie 5 aus über diese Determinationsvorgänge, die wir als Determinationsvorgänge (1), (2) und (3)[1]) bezeichnen wollen?

Im Diagramm der Anomalie 5 finden wir (auch bereits auf dem Knospenstadium) drei Kreise miteinander alternierender Phyllome, eingeschaltet in spiralig gestellte Phyllome, also in genau der gleichen Stellung wie bei der normalen Blüte. D. h. der Vegetationspunkt dieser anomalen Blüte gliedert die Anlagen zu den Phyllomen in der gleichen horizontalen Stellung (Divergenzwinkel) wie der Vegetationspunkt normaler Blüten aus. Der unter 1 hervorgehobene Determinationsprozeß der „horizontalen Stellung" verläuft also offenbar in der nach Anomalie 5 anomalen Blüte genau wie in der normalen Blüte[2]).

Unterschiede finden wir dagegen hinsichtlich der unter 2 und 3 genannten Determinationsvorgänge. Es strecken sich z. B. bei der Anomalie 5 andere Internodien als im normalen Blütensproß. Das Internodium zwischen Anlage Platz Nr. 9 (normales oberstes Hochblatt) und Anlage Platz Nr. 10 (normales unterstes Perigonblatt), das im Normalfall die Blüte in die Höhe hebt, streckt sich bei Anomalie 5 nicht mehr in die Länge. Dafür verlängert sich das normalerweise kurz bleibende Internodium zwischen Anlage Platz Nr. 10 und Anlage Platz Nr. 11. Es trennt damit Anlagen, die normalerweise zu Perigonblättern eines Kreises werden. Oder anders ausgedrückt: der Determinationsprozeß (2) für Internodienstreckung hat sich gegenüber dem Determinationsprozeß (1) des Divergenzwinkels etwas verspätet.

Unterschiedlich verläuft ferner die unter 3 genannte Determination der Phyllomausgestaltung. Zum Unterschied gegenüber der Normalgestaltung erhält die Anlage Platz Nr. 10 sowohl in ihren Umrissen wie in ihrer anatomischen und zellulären Beschaffenheit den Charakter eines Hochblattes (statt eines Perigonblattes), und ebenso wird die Anlage Platz Nr. 18 ihrer Ausgestaltung nach zu einem Perigonblatt statt zu einem Nektarium determiniert. Auch diese Anomalieeigenheiten können wir dahin formulieren, daß sich der Determinationsvorgang (3) der Phyllomausgestaltung sowohl für die Anlage 10 wie für die Anlage 18 gegenüber dem Determinationsvorgang (1) des Divergenz-

---

1) Diese drei Determinationsvorgänge gehören in die Endphase von drei selbständigen Elementarprozessen (vgl. oben S. 181 und Zimmermann, 1935 b) bzw. Gruppen von Elementarprozessen.

2) Wir setzen für den Vergleich der normalen und anomalen Blüten als „ruhenden Pol" jeweils das unterste Hochblatt (Platz Nr. 7).

winkels verspätet hat. Die betreffenden Phyllome behalten Eigentümlichkeiten der unter ihnen inserierten Phyllome.

Die normale Blüte ist somit dadurch ausgezeichnet, daß die drei obengenannten Gruppen von Determinationsvorgängen (1), (2) und (3) in einer ganz bestimmten Regelmäßigkeit synchron, im gleichen Takte verlaufen. Gleichzeitig beispielsweise, wenn sich am normalen Blütensproß der Divergenzwinkel (etwa beim Übergang von der Spiralstellung zur Quirlstellung) ändert, ändern sich auch die Internodienlänge und die Ausgestaltung der Phyllome.

In unserer anomalen Blüte bleibt zwar für jeden einzelnen der drei elementaren Determinationsprozesse die Reihenfolge der Wandlungsschritte bestehen. Die Divergenzwinkel und die Internodienlängen ändern sich rhythmisch wie in der normalen Blüte; es folgen auch bei der Anomalie 5 auf vegetativ gestaltete „Trophophylle" petaloide Phyllome und Sporophylle, es folgen auf fiedrige bzw. laziniat gefiederte Phyllome, ganzrandige usw.

Es wird somit auch in den anomalen Blüten die Determinationsreihenfolge nicht umgedreht. Hierin unterscheiden sich *Anemone Pulsatilla* — und wohl ziemlich allgemein die Familie der Ranunculaceen — von den Rosaceen. Denn in dieser letztgenannten Familie wird häufig (Durchwachsungen!) die Reihenfolge der Determinierung umgekehrt. Oberhalb von petaloiden Organen können bei Rosaceen (*Geum rivale*, *Rosa* usw.) nochmals vegetative, hochblattähnliche u. dgl. Bildungen entstehen. So zeigen sich auch in den Anomalien charakteristische Unterschiede zwischen diesen beiden, einander in vielen anderen Eigenschaften so ähnlichen Familien. Der Genotypus der beiden Familien differiert auch hinsichtlich der Befähigung zu Anomalien.

Aber die in der normalen Blüte streng geregelte Synchronie hört bei den Pulsatillenanomalien auf. Die Elementarprozesse 2 und 3 sind gegenüber 1 verspätet. Mit dem Übergang vom ersten Quirl (den normalen Hochblättern) zum zweiten Quirl (den normalen äußeren Perigonblättern) ist z. B. nicht mehr die an dieser Stelle normale Internodienstreckung, und nicht mehr der scharfe Wechsel der Organgestalt gekoppelt. Und in gleicher Weise geht auf Platz 18 die Koppelung verloren zwischen der Stellungsdetermination dieser Anlage als Glied des Androeceums und der Determination seiner Ausgestaltung. Denn die Anlage 18 bleibt ungefähr auf dem Platz des Diagramms einer normalen Blüte, aber sie wird nun nicht mehr als Nektarium, sondern als Perigonblatt ausgestaltet. Derartige Anomalien beruhen also auf einem Auseinanderfallen der elementaren Determinationsprozesse. Die Organe verharren für einzelne Determinationsprozesse (z. B. 2 und 3) auf tieferen Stufen, als ihnen nach anderen Determinationsprozessen zukommt.

Ja, der in Anomalie 5 noch einheitlich erscheinende Determinationsprozeß (3), d. h. die Ausgestaltung der Anlagen zu Hochblättern oder Perigonblättern, ist selbst wieder keineswegs einheitlich, wie der Vergleich der Anomalie 5 und 7 lehrt. Er besteht mindestens aus den zwei Elementarprozessen: für Umrißgestaltung und für interne Ausbildung (Anatomie und Zellbeschaffenheit).

Bei Anomalie 7 fallen nämlich auch diese beiden letztgenannten Elementarprozesse auseinander. Mit der dem Platz 10 entsprechenden horizontalen Stellung bleibt gekoppelt der Elementarprozeß der petaloiden Ausgestaltung (3b und c). In der Internodienverkürzung zwischen Anlage Platz Nr. 9 und Nr. 10 bleibt gekoppelt die Umrißgestaltung nach Art der Hochblätter (3c); d. h. es entsteht ein überzähliges Hochblatt, das dem Hochblattcharakter entsprechend gestellt und zerschlitzt ist, das aber noch eine dem Perigonblatt entsprechende innere Ausgestaltung besitzt, das also petaloid ist.

In ähnlicher Weise treten auch bei den anderen Anomalien weitere Elementarprozesse als selbständige Determinationsprozesse zutage: Die Determination des Divergenzwinkels ändert sich selbständig in Anomalie 2. Die Selbständigkeit der Elementarprozesse der Internodienstreckung verraten z. B. noch die Anomalie 1 und 8. Die Selbständigkeit der Determination für Sproßverzweigungen verrät die Anomalie 4; für Umrißgestaltung der Phyllome die Anomalie 8. Prozesse, die in der einen Anomalie verspätet einsetzen, können in einer anderen verfrüht auftreten (vgl. z. B. Anomalie 5 und 6) usw.

Als 1. allgemeinere entwicklungsphysiologische Erkenntnis können wir also aus den Anomalieuntersuchungen festhalten, daß das, was man Determination der Blüte nennt, in Wirklichkeit aus einer ganzen Reihe verschiedener Elementarprozesse besteht. Dies scheint mir für das Problem des Zustandekommens einer Blüte, sowohl in der Ontogenie wie auch in der phylogenetischen Vergangenheit, wichtig. Denn es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß wir hier einen Fingerzeig erhalten, wie vielerlei Differenzierungsschritte im Sinne der Merkmalsphylogenetik sich beim phylogenetischen Erwerb einer Blüte abgespielt haben[1]).

Die Eigenart der normalen Blüte beruht dann darauf, daß diese einzelnen Elementarprozesse „harmonisch", „zweckmäßig", „ganzheitlich" usw. koordiniert sind, daß sie synchron ablaufen, während die

1) Wir haben darum oben (S. 184) bei der Schilderung der phylogenetischen Wandlung schon von dieser Erkenntnis Gebrauch gemacht.

anomalen Blüten durch Störung der Koordination die Selbständigkeit dieser Elementarprozesse verraten.

Eine 2. allgemeine, entwicklungsphysiologisch wichtige Erkenntnis über die Beschaffenheit der determinierenden Reize und ihre Ausbreitung im Vegetationspunkt ergibt sich aus dem Vergleich verschiedener Anomalien, insbesondere der Anomalien mit einem überzähligen Perigonblatt (Anomalien 5 und 10). Wie wir oben S. 211 unter Anomalie 10 ausgeführt haben, kann dies überzählige Perigonblatt an zwei Stellen stehen; und zwar spiegelt sich in dieser Stellung die Gesamtorganisation der Blüte.

Entweder das überzählige Perigonblatt schließt sich in der Grundspirale den normalen Perigonblättern an; es steht also als 1. Blatt des überzähligen 3. Perigonkreises auf Platz Nr. 16 (vgl. Fig. 14D). Oder das überzählige Perigonblatt steht auf Platz Nr. 18, d. h. in dem für Anomalien bevorzugten Sektor des 1. überzähligen Hochblattes (Platz Nr. 10) (vgl. Fig. 14E und 14D). Niemals unter Hunderten von derartigen Anomalien beobachtete ich jedoch dieses 1. überzählige Perigonblatt auf dem ebenfalls zum 3. überzähligen Perigonkreis gehörigen und zu Platz Nr. 16 spiegelbildlich symmetrischen Platz Nr. 17. Auch zwei überzählige Perigonblätter verteilten sich stets auf Platz Nr. 16 und 18 (vgl. Fig. 14F). Erst bei drei überzähligen Perigonblättern wurde auch Platz Nr. 17 mit einem Perigonblatt besetzt.

Der Platz Nr. 18 war ferner vor dem Platz Nr. 16 dann bevorzugt, sobald schon ein überzähliges Hochblatt durch Umwandlung der (normalerweise zum Perigonblatt werdenden) Anlagen Platz Nr. 10 gebildet war (Fig. 14A).

Diese mit der Sicherheit eines entwicklungsphysiologischen Experimentes auftretenden und zunächst sehr überraschenden Resultate verlangen zu ihrer Erklärung folgende Annahmen: Die determinierenden Reizprozesse, bei denen es sich sehr wahrscheinlich um die Wanderung hormonähnlicher Wuchsstoffe handelt, breiten sich im Vegetationspunkt von unten nach oben aus. Im Verlaufe dieses Weges klingt der einzelne Reizprozeß aus bzw. seine Wirkung wird eine andere. Wir können „Niveauabschnitte" für diese verschiedenen Determinationsstoffe unterscheiden. Die letzten Organe, die der betreffende Reizprozeß innerhalb eines „Niveauabschnittes" noch erreicht, zeigen daher oft Übergangsbildungen (vgl. die Erläuterungen zu Fig. 16).

Die Geschwindigkeit in der Wanderung des determinierenden Reizes ist aber in den oben geschilderten Anomaliefällen verschieden. Der determinierende Reiz kann sich entweder auf allen Flanken des Vegetationskegels mit gleicher Geschwindigkeit ausbreiten oder mit ungleicher Geschwindigkeit, auf einer Flanke schneller als auf der entgegengesetzten[1]).

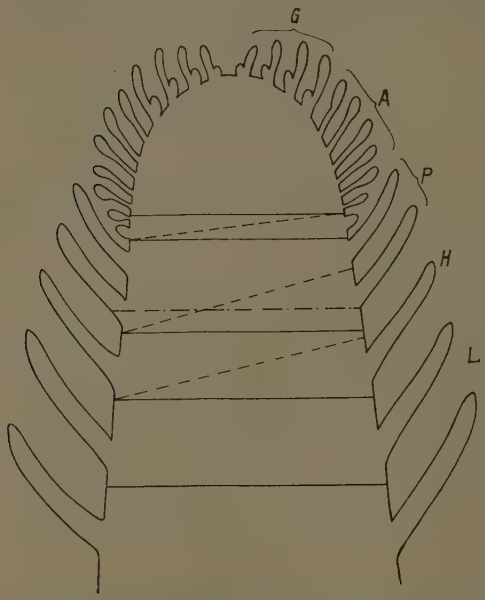


Fig. 16. Schematischer Längsschnitt durch einen Vegetationskegel von *Anemone Pulsatilla*. G = Gynaeceum, A = Androeceum (einschließlich Nektarien), P = Perigon, H = Hochblätter, L = Laubblätter. Ausgezogene Horizontallinien = Niveaulinien der Ausbreitung des determinierenden Reizes entsprechend der Determination in einer normalen Blüte. Strichpunktierte Horizontallinie = Niveaulinien der Ausbreitung des determinierenden Reizes, unter der Voraussetzung, daß dieser Reiz einzelne Phyllomanlagen (hier die linke) nur halb trifft. Das betreffende Organ wird dann zur Übergangsbildung, z. B. zum schwach zerschlitzten Perigonblatt. Gestrichelte Schräglinien = Ausbreitungslinien des determinierenden Reizes unter der Voraussetzung, daß dieser Reiz sich ungleich schnell (rechts schneller) ausbreitet.

Wenn sich die Determinationsprozesse entsprechend den horizontalen, ausgezogenen Niveaulinien der Fig. 16 auf allen Flanken des Vegetationspunktes mit gleicher Geschwindigkeit ausbreiten, werden natürlich die einzelnen Anlagen entsprechend der Höhe ihrer Inserierung, also in der Reihenfolge der Grundspirale, von Umbildungsprozessen erfaßt. Beispielsweise wird als erste Anlage des normalen Androeceums die Anlage Platz Nr. 16 zum überzähligen Perigonblatt.

Wenn aber schon der äußere Perigonkreis ungleichmäßig gebildet ist, wenn also bereits die Anlage Platz Nr. 10 den

1) Entwicklungsphysiologisch entsprechen diese beiden Fälle der auf allen Flanken gleichen Längenausdehnung, die zum geradlinigen Wachstum eines Organs führt, und der ungleichen Längenausdehnung, die zu einer Krümmung führt (also der Isotropie und der Anisotropie).

Charakter des darunter stehenden Hochblattkreises angenommen hatte, dann breitet sich der Determinationsreiz auf der Flanke der Anlage 10 langsamer aus als auf der entgegengesetzten Flanke, entsprechend den gestrichelten schrägen Niveaulinien der Fig. 16. Die Phyllome dieses Sektors (Anlage 10 und 18) werden so determiniert, wie es dem tieferen Niveauabschnitt entspricht.

Ein überzähliges Hochblatt ist jedoch keine unumgängliche Voraussetzung für die ungleich schnelle Ausbreitung des Determinationsreizes. Nach Anomalie 10 kann sich ja die Anlage 18 auch ohne überzähliges Hochblatt vor der Anlage 16 und 17 entwickeln. In diesem Falle breitet sich somit der Determinationsreiz ebenfalls ungleich schnell aus. Anlage 18 ist in ihrer Ausgestaltung gegenüber den Anlagen 16 und 17 verspätet.

Überhaupt erwies sich der Sektor der Anlage 10 durchweg prädestiniert zur Ausbildung der Organe mit verspäteten Eigenschaften, d. h. mit Eigenschaften der tiefer inserierten Phyllome. Das zeigte sich u. a. in der regelmäßig bevorzugten anomalen Ausbildung der Anlage 18 vor der Anlage Nr. 17. Das zeigte sich aber auch in der Ausbreitung des Reizes für laziniate Blattgestaltung, der sich ebenfalls entweder allseitig gleich schnell ausbreiten kann und dann die Anlagen der Grundspirale entsprechend erfaßt, oder der sich an den verschiedenen Flanken des Vegetationskegels ungleich schnell ausbreitet, und der dann wiederum besonders stark die Flanke der Anlage 10 erfaßt. Das wird besonders deutlich bei den nur mit einem Zipfel versehenen spiegelbildlich übereinstimmend laziniaten Perigonblättern Platz Nr. 13 und 15 (vgl. Diagramm Fig. 14B).

Überhaupt ergibt dieser Vergleich der drei Anomalien: Überzähliges Hochblatt, laziniates Perigonblatt, überzähliges Perigonblatt, als 3. allgemeinere entwicklungsphysiologische Erkenntnis, daß sich auch an so verschieden aussehenden Anomalien die gleichen Elementarprozesse beteiligen können. In all diesen drei Prozessen handelt es sich ja darum, daß sich die betreffenden Anlagen in ihrer Ausgestaltung verspäten, d. h. auf der Stufe der darunter stehenden Phyllome verharren. Und wiederholt (z. B. auf S. 203 und 210) haben wir darauf hingewiesen, wie eng diese verspätete Ausgestaltung für die verschiedenartigen Phyllome des gleichen Sektors miteinander gekoppelt ist.

Eine ähnliche Verkoppelung von Anomalien, die gleichfalls auf die Identität bestimmter Determinationsreize hinweist, finden wir auch bei der Anomalie 1. Die Fig. 10 zeigt, wie die (verfrühte) Streckung des Internodiums zwischen Blättern der Laubblattregion auch die „Internodien" innerhalb der so emporgehobenen Laubblätter sich strecken ließ. Auch diese Anomalie ist ja wohl nur so zu deuten, daß der die Internodienstreckung regulierende Wuchsstoff sich in derjenigen Region des Vegetationskegels, die sich später anomal verlängert, besonders stark anhäuft. Auch die Blattanlagen sind ja in diesem Stadium noch Teile des Vegetationskegels und erhalten von dem die Internodienlänge steigernden Wuchsstoff. Das führt dann beim Auswachsen der Organe sowohl in der Sproßachse wie innerhalb der Blätter zur anomalen Achsenstreckung.

Fassen wir die drei entwicklungsphysiologischen Erkenntnisse aus diesen Anomalien zusammen:

1. Die Determination der Blüte bzw. des blühenden Sprosses beruht auf einer Reihe von Elementarprozessen, die in der normalen Blüte synchron verlaufen, die sich aber in den Anomalien gegeneinander zeitlich verschieben.

2. Diese Elementarprozesse können sich entweder auf allen Flanken des Vegetationskegels gleich schnell ausbreiten; der Vegetationskegel ist also „isotrop". Dann werden die einzelnen Organe der Grundspirale folgend umgebildet. Oder die Elementarprozesse breiten sich an den verschiedenen Flanken des „anisotropen" Vegetationskegels ungleich schnell aus. Das führt zur Bevorzugung bestimmter Flanken des Vegetationskegels bzw. der Sektoren seines diagrammatischen Querschnittes.

3. Umgekehrt wie nach 1. können auch äußerlich ganz verschieden aussehende Prozesse wie die Bildung überzähliger Hochblätter, überzähliger Perigonblätter, zerschlitzter Perigonblätter auf dem gleichen Elementarprozeß bzw. seiner Verschiebung gegenüber anderen Elementarprozessen beruhen.

Im ganzen bedeuten somit, entwicklungsphysiologisch besehen, die Blütenanomalien bei *Anemone Pulsatilla* (und wahrscheinlich auch die meisten sonstigen Blütenanomalien) Störungen in der Korrelation der sonst normalerweise synchron gekoppelten Elementarprozesse der Blütendetermination.

Zusammenfassung.

Untersuchung I.

1. Durch die Protogynie und durch das verspätete Aufblühen der Staubblätter in der Nachbarschaft des Gynaeceums wird normalerweise die Selbstbestäubung verhindert.

2. Künstliche Selbstbestäubung führt zu Entwicklungshemmungen, die sich

a) in der kleineren Zahl der geglückten Bestäubungen,
b) in der verringerten Zahl der lebensfähigen Nachkommen aus den einzelnen Bestäubungen,
c) in der langsameren Entwicklung und den kleineren Proportionen der aus Selbstung entstandenen Nachkommen und
d) in den in Untersuchung III geschilderten Anomalien äußern.

Es handelt sich hier offenbar bei *Anemone Pulsatilla* um jenen schwächeren Grad von Selbststerilität, den East „Pseudofertilität" genannt hat.

Untersuchung II.

3. Phylogenetische Ausgangsform der Dikotylenblütenstände, also auch des Blütenstandes von *Anemone Pulsatilla*, ist die „zymöse Rispe" (Fig. 6A), die auch unter den heutigen Blütenständen sehr stark (in der heimischen Flora zu über 30%) vertreten ist.

4. Der einblütige Blütenstand von *Anemone Pulsatilla* ist eine extreme Reduktion aller Verzweigung in der Nachbarschaft der Blüte.

5. Phylogenetische Ausgangsform der Angiospermenblüte ist ein Strobilus ohne scharfe Separation der Phyllome.

6. Die phylogenetische Wandlung beruht auf verstärkter Arbeitsteilung der Blütenorgane, die sich z. B. in einer charakteristischen Änderung des Divergenzwinkels (Übergang von der Limitdivergenz zur alternierenden Quirlstellung) äußert.

Untersuchung III.

7. Es werden 15 Anomalien, die an *Anemone-Pulsatilla*-Blütenständen und Blüten beachtet wurden, beschrieben.

8. Das Bild der Anomalien entspricht in den von normalen Blüten abweichenden Merkmalen dem Bild der phylogenetischen Urform, da die Anomalien Entdifferenzierungen, Verluste der in der Phylogenie erworbenen Arbeitsteilung und scharfen Separation der Organe, darstellen.

9. Diese Anomalien lassen sich experimentell leicht hervorrufen, weil sie beim Zusammenwirken folgender Faktoren auftreten:

a) Rassen- bzw. Individuen-gebundener Erbfaktoren für Anomalien,

b) Selbstung,

c) Störung des jahreszeitlichen Zyklus durch Treiben usw.

10. Die Anomalien kommen ontogenetisch dadurch zustande, daß die auf S. 184 und 223 zusammengestellten elementaren Determinationsprozesse nicht mehr harmonisch koordiniert, nicht mehr synchron, verlaufen. In anomalen Blütenständen erscheinen einzelne Elementarprozesse der Determination (Internodienstreckung, Umrißgestaltung usw.) gegenüber den anderen Elementarprozessen verspätet oder verfrüht.

11. Die Anomalien sind also in dreifachem Sinne ontogenetische Hemmungsbildungen: Sie bilden eine Teilerscheinung der in Untersuchung I geschilderten Entwicklungshemmung, z. B. durch Selbstung. Sie entstehen ferner ontogenetisch durch Korrelationsstörung in den Determinationsprozessen am Vegetationspunkt, und sie bedeuten eine Verwendung von Material, die nicht der normalen Funktion entspricht.

12. Die Tatsache, daß die Anomalien phylogenetisch das Bild der Ausgangsform rekapitulieren, steht nicht in Widerspruch mit der Tatsache, daß sie ontogenetisch Hemmungsbildungen sind. Die Anomalien gleichen in dieser Hinsicht den Jugendstadien. Diese ähneln ja ebenfalls vorzugsweise (wenn auch in geringerem Umfange als die Anomalien) dem Bild der phylogenetischen Urform. Sie sind aber gleichfalls gegenüber den erwachsenen Stadien in der Entwicklung gehemmt.

Literatur.

Baillon, H., Monographie des Renonculacées. (Hist. Pl.) Paris 1867. — Beyer, H., Die spontan. Beweg. d. Staubgefäße u. Stempel. Wiss. Beil. Prog. Gymn. Wehlau 1888. — Bilhuber, E., Beiträge z. Kenntnis d. Organstellungen im Pflanzenreich. Bot. Arch. **35,** 188 (1933). — Bitter, G., Vergleichend-morpholog. Untersuchungen über d. Blattformen d. Ranunculaceen und Umbelliferen. Flora **83,** 223 (1897). — Braun, A., Über d. Blüthenbau d. Gattung *Delphinium*. Pringsh. Jahrb. **1,** 307 (1858). — Brieger, F., Selbststerilität u. Kreuzungssterilität. Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und Tiere. **21,** Berlin 1930. — Čelakovský, J. L., Gedanken über eine zeitgem. Reform der Theorie der Blütenstände. Bot. Jahrb. f. System. **16,** 33 (1893). — Ders., Das Reduktionsgesetz der Blüthen, das Dédoublement und die Obdiplostemonie. Sitz.-Ber. k. böhm. Ges. d. Wiss. Math. nat. Cl. 3 (1894). — Ders., Über den phylogenetischen Entwicklungsgang der Blüthe und über den Ursprung der Blumenkrone. 2. Teil. Sitz.-Ber. k. böhm. Ges. d. Wiss.

Math. nat. Cl., Heft III (1900). — Church, A. H., On the Relation of Phyllotaxis to Mechanical Laws. London 1901/04. — De Candolle, A. P., Théorie élémentaire de la Botanique usw. 2. édit. Paris 1819. — Ders., Organographie végétale usw. Paris 1827. — Delpino, F., Contribuzioni alla Storia dello Sviluppo del Regno Vegetale. Atti R. Univ. di Genova **4,** 1 (1880). — Ders., Teoria generale della fillotassi. Ebenda **4,** 2 (1883). — Diels, L., Der Formbildungsprozeß bei der Blütencecidie von *Lonicera* usw. Flora N. F. **5,** 184 (1913). — East, E. M., The genetics of the genus Nicotiana. Bibliogr. Genetica **4,** 243 (1928). — Ders., Self-sterility. Ebenda 1929, **5,** 331. — Eichler, A. W., Blüthendiagramme usw. Leipzig 1875—1878. — Focke, W. O., Die Pflanzenmischlinge. Berlin 1881. — Frank, A. B., In: „Leunis Synopsis der Pflanzenkunde." 3. Aufl., 1883, Bd. **1.** — Geitler, L., Zur Morphologie der Blüten von *Polygonum*. Österr. Bot. Zeitschr. **78,** 229 (1929). — Goebel, K., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. Handb. d. Bot., Breslau 1884, **3,** 1. — Ders., Beiträge zur Kenntnis gefüllter Blüthen. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. **17,** 207, 1886. — Ders., K., Organographie der Pflanzen usw. 3. Aufl., **1,** Jena 1928, 1. Teil. — Ders., Blütenbildung und Sproßgestaltung. **2.** Ergänzungsbd. z. Organogr. d. Pfl. Jena 1931. — Goldschmidt, R., Genetik d. geograph. Variation. Proc. 6th Intern. Congr. Gen. **1,** 173 (1932). — Hallier, H., L'Origine et le Système phylétique des Angiospermes. Arch. Néerl. Sc. ex. et nat. 1912, Sér. IIIb, Bd. **1,** 146. — Heinricher, E., Beiträge zur Pflanzenteratologie. Sitz.-Ber. d. k. Ac. d. Wiss. Wien, Abt. I, 1881, **84,** 1. Abt. 459. — Helwing, G. A., Florae Campana seu *Pulsatilla*. Leipzig 1719. — Hirmer, M., Zur Kenntnis der Schraubenstellungen im Pflanzenreich. Planta **14,** 132 (1931). — Hofmeister, W., Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868. — Irmisch, Th., Zur Morphologie der monokotylischen Knollen- und Zwiebelgewächse. Berlin 1850. — Iterson, jun., Mathematische und mikroskopisch-anatomische Studien über Blattstellungen. Jena 1907. — Knuth, P., Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1898, Bd. **2.** — Kumazawa, M., Morphological studies of *Anemonopsis*, *Actaea* and *Cimicifuga*. Journ. Fac. Sc. Imp. Univ. Tokyo, **2,** 413 (1932). — Ders., The medullary bundle system in the Ranunculaceae usw. Bot. Mag. Tokyo, **46,** 237 (1932). — Lehmann, E., Selbststerilität, Heterostylie usw. Handb. d. Vererbungswiss. Berlin 1928. — Lundblad, H., Über die baumechanischen Vorgänge bei der Entstehung von Anomomerie bei homochlamydeischen Blüten. Diss. Lund 1922. — Masters, M. T., Pflanzen-Teratologie, übersetzt von U. Dammer. Leipzig 1886. — Murbeck, Sv., Über die Baumechanik bei Änderungen im Zahlenverhältnis der Blüte. Lunds Univ. Årsskr., N. F. Afd. 2, 1914, **11,** Nr. 3. — Nägeli, C. v., Mechanisch-physiologische Abstammungslehre. München u. Leipzig 1884. — Öhlkers, F., Entwicklung und Erblichkeit der Sterilität bei den Pflanzen. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererb.lehre **54,** 51 (1930). — Parkin, J., The evolution of the inflorescence. Journ. Linn. Soc. **12,** 511 (1914). — Pax, F., Allgemeine Morphologie der Pflanzen mit besonderer Berücksichtigung der Blütenmorphologie. Stuttgart 1890. — Penzig, O., Pflanzenteratologie. Berlin 1921, 2. Aufl., Bd. **2.** — Peyritsch, I., In Sachen der Ovulartheorie. Bot. Zeitg. **35,** 305 (1877). — Pilger, R., Über Verzweigung und Blütenstandsbildung bei den Holzgewächsen. Bibl. Bot., H. **90** (1922). — Prantl, K., Beiträge zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Bot. Jahrb. **9,** 225 (1887). — Rasdorsky, Wl., Zur Frage über die baumechanischen Autoregulationen bei den Pflanzen. Beih. z. Bot. Zbl. **47,** Abt. 1, 192 (1930). — Ders., Die Lehre von den Biegungsfedern im Dienste der Pflanzenbaumechanik. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **48,** 253 (1930). — Rassner, E., Primitive und abgeleitete Merk-

male im Blütenbau einiger Ranunculaceen. Planta **15,** 192 (1932). — Schmidt, E., Untersuchungen über Berberidaceen. Beih. z. Bot. Zbl., 2. Abt., **45,** 329 (1928). — Schöffel, K., Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. Planta **17,** 316 (1932). — Schoute, J. C., Beiträge zur Blattstellungslehre I. Die Theorie. Rec. trav. bot. néerl. **10,** 153 (1913). — Ders., On Whorled Phyllotaxis I und II. Rec. trav. bot. néerl. **19,** 184 (1922) und **22,** 128 (1925). — Ders., On Pleiomery and Meiomery in the Flower. Rec. trav. bot. néerl. **29,** 164 (1932). — Ders., Über die Caryophyllaceen-Dekussation. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 164, **50,** 230 (1932). — Schrödinger, R., Der Blütenbau der zygomorphen Ranunculaceen und seine Bedeutung für die Stammesgeschichte der Helleboreen. Abh. d. k. k. Zool. Bot. Ges. Wien, **4,** Heft 5 (1909). — Schulz, A., Beiträge zur Kenntnis der Bestäubungseinrichtungen und Geschlechtsverteilung bei den Pflanzen I und II. Bibl. Bot., Heft **10** u. **14** (1888 u. 1890). — Schwendener, S., Das Mechanische Princip im anatomischen Bau der Monocotylen. Leipzig 1874. — Ders., Mechanische Theorie der Blattstellungen. Leipzig 1878. — Ders., Gesammelte Bot. Mitteilungen, IV—IX. Berlin 1898. — Souéges, R., Un cas de développement anomal de l'embryon chez *l'Anemone Pulsatilla.* Bull. Soc. Bot. Fr. **57,** 47 (1910). — Stenzel, W. G., Abweichende Blüten heimischer Orchideen usw. Bibl. Bot., H. **55** (1902). — Sylvén, N., Några monströsa former af *Anemone pratensis.* Svensk. bot. Tidskr., **6,** 218 (1912). — Trapl, S., Morphologische Studien über den Bau und das Diagramm der Ranunculaceen. Beih. Bot. Zbl. **28,** Abt. I, 247 (1912). — Troll, W., Zur Frage nach der Herkunft der Blumenblätter. Flora **122,** 57 (1927). — Ders., Organisation und Gestalt im Bereich der Blüte. Monogr. a. d. Gesamtgeb. d. wiss. Bot. **1,** Berlin 1928. — Velenovský, J., Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag 1905. — Worsdell, W. C., The Principles of Plant-Teratology. London, Bd. **1,** 1915, Bd. **2,** 1916. — Wydler, H., Kleinere Beiträge zur Kenntniss einheimischer Gewächse. Flora **17,** 257 (1859). — Zimmermann, W., Krit. Bemerk. z. einigen biolog. Problemen II. Biol. Zentralbl. **48,** 203 (1928). — Ders., Die Phylogenie der Pflanzen. Jena 1930a. — Ders., Der Baum in seinem phylogenetischen Werden. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. **48** (34) (1930 b). — Ders., Arbeitsweise der botanischen Phylogenetik. Handb. d. biol. Arbeitsmeth., H. **IX,** Teil 3, 941 (1931). — Ders., Die Orientierung von Pflanze und Tier im Raume I. Bot. Teil, Biol. Zbl. **51,** 21 (1931). — Ders., Beiträge zur Kenntnis der Georeaktionen. IV. Blütenbewegungen und andere Umstimmungsbewegungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **67,** 393 (1932a). — Ders., Bemerkenswerte Rassen schwäbischer Pflanzen, I.—IV. Jahresb. Ver. f. vaterl. Naturk. i. Württ. d. Natursch., **88,** 20 (1932 b). — Ders., Objektive Form für Stammbäume. Aus der Heimat **45,** 245 (1932 c). — Ders., Paläobotanische und phylogenetische Beiträge. I—V Palaeobiologica **5,** 321 (1934 a). — Ders., Grundfragen der Deszendenzlehre. Univ. Vortr. Tübingen **III.** Stuttgart (1934 b). — Ders., Biologische Erkenntnismethoden. Geistige Arbeit, Nr. 20 (1934 c). — Ders., Die Phylogenie der Angiospermenblütenstände usw. B.B.C. **53 A** (1935 a), 95. — Ders., Die phylogenetische Herkunft der gegenständigen und wirteligen Blattstellung. Jahrb. f. wiss. Bot. **80,** Heft 3 (1935 b).

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Pflanzenforschung

Herausgegeben von **Prof. Dr. R. Kolkwitz,** Dahlem-Steglitz

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Heft 1: **Phanerogamen** (Blütenpflanzen). Von R. Kolkwitz. Mit 37 Abbild. im Text und 1 farb. Tafel. VI, 64 S. gr. 8° 1922 Rmk 1.50*

Heft 2: **Die farblosen und roten Schwefelbakterien des Süß- und Salzwassers.** Grundlinien zu einer Monographie von Dr. Werner Bavendamm. Mit 10 Abbild. im Text und 2 Tafeln. X, 168 S. gr. 8° 1924 Rmk 6.—*

Heft 3: **Melosira und ihre Planktonbegleiter.** Von Dr. Hans Bethge, Potsdam. Mit 6 Abbild. im Text und 3 Tafeln. V, 82 S. gr. 8° 1925 Rmk 4.50*

Heft 4: **Die Eisenbakterien.** Beiträge zu einer Monographie. Von Prof. Dr. N. Cholodny, Kiew. Mit 20 Abbild. im Text und 4 Tafeln. VI, 162 S. gr. 8° 1926 Rmk 12.—*

Heft 5: **Zur Kenntnis der Desmidiaceen des norddeutschen Flachlandes.** Eine soziologisch-geographische Studie. Von Dr. Artur Donat, Freiburg i. Br. Mit 5 Tafeln. III, 51 S. gr. 8° 1926 Rmk 5.—*

Heft 6: **Die Gattung Synedra** in systematischer, zytologischer und ökologischer Beziehung. Von Dr. Konrad Gemeinhardt, Berlin. Mit 4 Tafeln. IV, 88 S. gr. 8° 1926 Rmk 6.—*

Heft 7: **Zur Oekologie, Morphologie und Systematik der Brackwasser-Diatomeen.** Die Kieselalgen des Sperenberger Salzgebietes. Von Dr. R. W. Kolbe. Mit 10 Abbild. im Text und 3 Tafeln. V, 146 S. gr. 8° und 3 Blatt Tafelerkl. 1927 Rmk 9.—*

Heft 8: **Untersuchungen über die Entwicklung von Prothalien einheimischer Polypodiaceen.** Von Walter Döpp. Mit 8 Abbild. im Text und 23 Tafeln. IV, 58 S. und 17 Blatt Tafelerkl. gr. 8° 1927 Rmk 9.—*

Heft 9: **Eisen als Faktor für die Verbreitung niederer Wasserpflanzen.** Von Dr. E. E. Uspenski, Moskau. VI, 110 S. gr. 8° 1927 Rmk 6.—*

Heft 10: **Zur Biologie des Flußplanktons.** Untersuchungen über das Potamoplankton des Havelgebietes. Von W. Krieger. Mit 1 Karte und 47 Kurven im Text und 5 Tafeln. VI, 66 S. und 5 Blatt Tafelerkl. gr. 8° 1927 Rmk 6.—*

Heft 11: **Oekologie der Peridineen.** Studien über den Einfluß chemischer und physikalischer Faktoren auf die Verbreitung der Dinoflagellaten im Süßwasser. Von Dr. Karl Höll. Mit 14 Abbild. im Text. VI, 97 S. gr. 8° 1928 Rmk 6.50*

Heft 12: **Beitrag zur Kenntnis der Desmidiaceen Nordwestdeutschlands,** besonders ihrer Zygoten. Von Prof. Dr. H. Homfeld, Altona. Mit 1 Karte im Text und 9 Tafeln. VI, 96 S. gr. 8° 1929 Rmk 9.—*

Heft 13: **Über die Heterocysten und Gasvakuolen der Blaualgen** und ihre Beziehungen zueinander. Unter besonderer Berücksichtigung der Gattung Anabaena. Von Lotte Canabaeus. Mit 16 Abbild. im Text. V, 48 S. gr. 8° 1929 Rmk 3.—*

Heft 14: **Die Gärungssarcinen.** Eine Monographie von Dr. Jean Smit, Lektor d. Mikrobiologie a. d. Univers. Amsterdam. Mit 2 Kurven u. 10 Abbild. im Text und 10 Tafeln. VIII, 59 S. gr. 8° 1930 Rmk 9.—*

Heft 15: **Die Heterokonten-Gattung Tribonema.** Von Dr. Eva Hawlitschka. Mit 18 Abbild. im Text. V, 36 S. gr. 8° 1932 Rmk 3.—

Heft 16: **Die Eisenorganismen.** Systematik und Morphologie. Von Dr Paul Dorff. Mit 40 Abbild. im Text. III, 62 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.60

Heft 17: **Experimentelle Studien über die Anpassung von Wasser- und Sumpfmoosen.** Von Elsa Zastrow, Berlin-Charlottenburg. Mit 43 Abbild. im Text. VI, 70 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.60

Die Sammlung wird fortgesetzt!

*Die mit * bezeichneten Preise ermäßigen sich bis auf Widerruf um 10%.*

Verlag von Gustav Fischer in Jena

Allgemeine Biologie

Eine Einführung in die Lehre vom Leben

Von

Dr. Max Hartmann

Mitglied des Kaiser-Wilhelm-Instituts für Biologie in Dahlem
Honorarprofessor an der Universität Berlin

Zweite, vollständig neubearbeitete Auflage

Mit 660 zum Teil farbigen Abbildungen im Text und 1 Tafel

XII, 792 S. gr. 8° 1933 Rmk 38.—, geb. 40.—

Inhalt: **Einleitung:** a) Die Stellung der Biologie im System der Naturwissenschaften. b) Methodologie der biologischen Wissenschaften. c) Begriff und Umfang der allgemeinen Biologie. / **I. Die Zelle, das Grundelement des Lebens.** 1. Einleitung. Zelle und Energide. 2. Die chemischen Eigenschaften der Zelle. 3. Die physikalischen Eigenschaften des Protoplasmas. 4. Morphologie der Zelle. / **II. Statik.** / **III. Dynamik.** 1. Kontraktionsbewegungen. 2. Indirekte Bewegungen. 3. Bewegungsvorgänge vielzelliger Tiere. / **IV. Stoffwechsel.** 1. Stoffaufnahme. 2. Baustoffwechsel. 3. Betriebsstoffwechsel. 4. Komplexe Stoffwechselvorgänge vielzelliger Organismen. / **V. Formwechsel.** 1. Fortpflanzung. 2. Befruchtung und Sexualität. 3. Vererbung: Variabilität, Bastardierung, Mutationen, nichtmendelnde Vererbung. 4. Entwicklungsphysiologie. 5. Artbildung und Evolution. / **VI. Reizerscheinungen.** 1. Reizerscheinungen der Pflanzen und Protisten: Tropismen, Nastien, Taxien. 2. Reizerscheinungen der Tiere: Rezeptoren, Nervensystem, Reflexe. / **Schlußbetrachtungen:** 1. Leib—Seele-Frage. 2. Erkenntnistheoretische Grundlagen der Biologie. 3. Zweckmäßigkeit. 4. Mechanismus — Vitalismus. / Literaturverzeichnis. / Register.

Berichte üb. d. ges. Biol. Abt. A. Bd. 28 (1934), 7/8: . . . Die großen Vorzüge, die dieses Werk besitzt, und die es bewirken, daß ihm in der biologischen Weltliteratur nichts seinesgleichen gegenübersteht, liegen darin, daß hier versucht wurde, eine Synthese der allgemeinen Probleme und Ergebnisse der Lehre vom Leben zu bieten, in einem Umfange, einer Breite und einer Gediegenheit der Durcharbeitung, wie sie bisher von keinem derartigen Werke geboten worden ist. Nirgends wirklich im allgemeinen verbleibend, überall an gut gewähltem, konkretem, reichlich gebotenem und konzis und klar gebrachtem Tatsachenmaterial die Darstellung führend, wobei diese immer in ersichtlicher Weise auf eingehendem Studium wichtiger Originalarbeiten fußt, entwirft der Verf. ein imposantes Bild des Wissensinhaltes der Allgemeinen Biologie.

Sowohl die klassischen Fundamente als auch die neueren Aufbauten und Ausweitungen bis oft zu allermodernsten Problemstellungen subtilster Art, die noch im Flusse der Klärung sich befinden, aber gerade den gegenwärtigen Bestrebungen der Lebensforschung das Gepräge geben, finden in diesem Buche eingehende Schilderung. Der Verf., der selbst, die üblichen Disziplinabgrenzungen überschreitend, auf zoologischem und botanischem Gebiete forschend tätig ist und mit besonderer Vorliebe sich Untersuchungen von Grundphänomenen des Lebens zuwendet, hat in wohlabgewogener Weise auf dem Gebiete der Zoologie und der Botanik liegendes Material verarbeitet. Weiter sind, neben ausführlicher Darstellung allgemeinmorphologischer Verhältnisse, sowohl die allgemeinen physiologischen, entwicklungsmechanischen und auch die reizphysiologischen Grundtatsachen berücksichtigt worden. Es muß nicht im besonderen erwähnt werden, daß Cytologie, Protistenkunde, Fortpflanzungs- und Vererbungslehre und die Lehre von der Sexualität, auf welchen Gebieten der Verf. persönlich zu Hause ist, eine gute und abgerundete Darstellung finden. Und endlich kommt hinzu, daß H., selbst philosophisch durchgebildet, die ganze Darstellung in einen philosophischen Rahmen spannt und, auf Kantschem Kritizismus fußend, sowohl als Einleitung als auch als Abschluß der ganzen Darstellung methodologische und erkenntniskritische, auf das Thema der Allgemeinen Biologie gerichtete Erörterungen bringt, die als Grundierung der allgemeinen Darstellung dienen und auch überall bei den Einzeldarstellungen der verschiedenen Problemgebiete mit hereinspielen und die Darstellung beeinflussen. . . .

O. Storch, Graz.